

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento Psicología Biológica y de la Salud

Programa de Doctorado: Comportamiento animal y humano: Una perspectiva etológica

TESIS DOCTORAL

**Estilos Parentales y su influencia en la
independencia de las crías en el
Marmosete común (*Callithrix jacchus*)**

Belén Alonso Estanillo

Madrid, 2017

RESUMEN

El vínculo *madre-cría* se ha descrito como la relación más importante en la vida de un primate (Harlow y Suomi, 1971), encontrándose diferencias comportamentales de las madres hacia las crías en cada una de las especies (Martin ,2000). Estas diferencias conductuales fueron atribuidas a su temperamento y personalidad, dando lugar a una clasificación en distintos *Estilos Maternales* (Fairbanks ,1996). Los calitrícidos, a diferencia del resto de primates, y en particular la especie *C. jacchus*, presentan un sistema de *crianza cooperativa*, (Snowdon,1996), por tanto, ambos progenitores tienen un papel fundamental en el cuidado de las crías. En nuestro estudio, los progenitores analizados (4 hembras y 4 machos), se han podido categorizar dentro de los *Estilos Parentales: Rechazante y Protector*. Para poder clasificarlos dentro de estos *Estilos Parentales* se han realizado observaciones mediante focales individuales, con registro continuo, durante las 12 semanas posteriores al parto, comprobando que, concretamente, las variables relacionadas con el *Estilo Parental Protector*, son el Transporte y Solicitud de Transporte, los Inicios de Contacto, el Contacto en sí, Inspección, Espulgamiento, la Lactancia (en el caso de las madres) y el Juego con las crías, y, las variables relacionadas con el *Estilo Parental Rechazante* son las Finalizaciones de Contacto, Rechazos de Transporte y las Agresiones hacia las crías. Según estas variables los progenitores categorizados dentro del *Estilo Conductual Protector* son *Westin* y *Woody* (ambas hembras), *Zepto* y *Wonka* (ambos machos) y, por otro lado, los progenitores *Rechazantes* son *Corina* y *Crash* (ambas hembras), *Cho* y *Fen* (ambos machos).

Posteriormente, analizando a los mismos individuos (N=8), en un periodo sin crías dependientes (4 semanas pre-parto), mediante focales individuales y registro continuo, y basándonos en la forma de comportarse con el resto de los individuos del grupo, se les ha podido clasificar dentro de los *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable* y *Nervioso-Relajado*. Se ha observado, que las variables que explican el *Estilo Conductual Sociable* son los Inicios de Contacto y el Contacto en sí, el Espulgamiento, las Recepciones de Espulgamiento y las Recepciones de Agresión. Por otro lado, las variables relacionadas con el *Estilo Conductual No Sociable* son la Finalización de Contacto, Forrajeo Visual y la Agresión a otros miembros del grupo. Nuestros resultados

parecen apoyar que, el *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*, muestra una posible influencia del sexo, ya que, en general, las hembras son *menos Sociables* que los machos, y concretamente, *Crash* y *Corina* son las que más Agresiones realizan, siendo, por tanto, las *menos Sociables*. Así mismo, dentro de los machos, se ha observado que *Cho* y *Fen* son individuos *No Sociables*, y *Zepto* y *Wonka* se categorizan como individuos con *Estilo Conductual Sociable*.

Por otro lado, parece que en cuanto al *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, también hay influencia del sexo, siendo en general las hembras más *Nerviosas* que los machos. Además, las variables que explican este *Estilo Conductual*, varían dependiendo del sexo ya que, en el caso de las hembras las variables que se relacionan con el *Estilo Conductual Nervioso* serían el Marcaje, AutoEspulgamiento, Alarma y Vigilancia y en el caso de los machos únicamente el Marcaje y el AutoEspulgamiento. Según estas variables, los individuos que se han podido categorizar como *Nerviosos* han sido *Corina* y *Crash* (ambas hembras), *Cho* y *Fen* (ambos machos) y los clasificados dentro del *Estilo Conductual Relajado* han sido *Westin* y *Woody* (ambas hembras), *Zepto* y *Wonka* (ambos machos). Así mismo, en el caso de estos individuos adultos estudiados, se ha observado, una posible relación entre el *Estilo Parental Protector* y los *Estilos Conductuales Sociable y Relajado*, y entre el *Estilo Parental Rechazante* con los *Estilos Conductuales No Sociable y Nervioso*.

Por otro lado, ya que en estudios previos se ha observado, que el cuidado parental en primates puede influir en el comportamiento de las crías, (Hinde, 1972; Pereira y Altmann, 1985; Voochteloo y cols., 1993 y Fairbanks, 1996), y valorando la relación existente entre el *Estilo Maternal* y el comportamiento de las mismas (Sackett y Ruppenthal, 1973; Hinde, 1974; Nash y Wheeler, 1982; Suomi, 1987; Simpson y Datta, 1990; Voochteloo y cols., 1993, Suomi, 1997), se ha procedido al análisis de 14 crías, durante las 12 semanas posteriores al parto, mediante focales individuales y con registro continuo, para clasificarlas dentro de los *Estilos Conductuales Independiente-Dependiente, Sociable- No Sociable y Nervioso- Relajado*. Se ha observado que, las variables que explican el *Estilo Conductual Dependiente* son los Inicios de Contacto y el Contacto en sí, el Transporte y la Solicitud de Transporte, el Llanto y la Lactancia, y las variables relacionada con el *Estilo Conductual Independiente* son la Finalización de

Contacto, Rechazos de Transporte, el Juego y Forrajeo Visual. En este caso, las crías clasificadas como *Dependientes* han sido, *Whisky, Widette, Woody, Cotton, Cho, Willy, Wolke y Wonka* y las categorizadas como *Independientes*, *Candy, Ceresc, Cedrick, Crin, Chucky y Crash* observándose, además una relación entre los *Estilos Maternales* y la independencia de las crías, ya que, todas las crías categorizadas como *Independientes* tienen madres con *Estilo Conductual Rechazante*, y todas las crías *Dependientes* son hijas/os de madres *Protectoras*, a excepción de *Cotton y Cho*, ambos hijos de madres *Rechazantes* pero con *Estilo Conductual Dependiente*.

En cuanto a los *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado* en crías, las variables que explican el *Estilo Conductual Sociable* son los Inicios de Contacto y el Contacto en sí, el Juego, el Espulgamiento y la Recepción de Agresiones, las relacionadas con el *Estilo Conductual No Sociable* son las Agresiones, el Juego Solitario, la Finalización de Contacto y el Forrajeo Visual, y las variables que explican el *Estilo Conductual Nervioso* en crías es el Marcaje y el Llanto. En nuestro estudio, se ha observado, una relación entre el *Estilo Conductual Dependiente-Independiente, Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado* en las crías. Ya que, todas las crías categorizadas como *Dependientes*, son *Sociables y Nerviosas* y todas las crías clasificadas como *Independientes*, son *No Sociables y Relajadas*.

Cabe destacar, que cuando algunas crías han sido analizadas en el periodo adulto (*Crash, Wonka, Woody y Cho*), desde el punto de vista de progenitor, no todas mantienen los mismos *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado*, por ejemplo *Cho*, en el periodo cría se le ha descrito como *Sociable*, y en el periodo adulto como *No Sociable*, *Wonka* en el periodo cría es *Nervioso* y en el periodo adulto *Relajado*, *Crash* en el periodo cría es *Relajada* y cuando es adulta ha sido categorizada como *Nerviosa*, y por último *Woody* cuando era cría fue clasificada como *Nerviosa* y ya siendo adulta como *Relajada*. Así mismo, en general, parejas de progenitores con *Estilo Parental Rechazante*, tienen descendientes, que en el periodo cría se les ha clasificado como, *Independientes, No Sociables y Relajados*, y parejas con *Estilo Parental Protector* tienen descendientes *Dependientes, Sociables y Nerviosos*, a excepción de *Cho*, que aun siendo hijo de una pareja *Rechazante* tiene *Estilo Conductual de tipo Dependiente, Sociable y Nervioso* todo lo contrario, a lo esperado. Por otro lado, cuando nos encontramos

parejas de progenitores con *Estilos Conductuales* opuestos, en las cuales un miembro es *Protector* y el otro *Rechazante*, normalmente el *Estilo Conductual* de las crías, durante su periodo de cría, es dependiente del *Estilo Maternal*. Por tanto, *madres Rechazantes*, *No Sociables* y *Nerviosas* tendrán crías *Independientes*, *No Sociables* y *Relajadas*, encontrando únicamente una excepción en el caso de *Cotton*, el cual es *Dependiente*, *Sociable* y *Nervioso*, aun siendo descendiente de una madre con *Estilo Maternal Rechazante*, *No Sociable* y *Nerviosa*.

Por tanto, nuestros resultados avalan la existencia de al menos dos *Estilos Parentales* en *C. jacchus*, denominados *Estilo Parental Protector* y *Estilo Parental Rechazante* y además, se han podido clasificar dentro de los *Estilos Conductuales Sociables-No Sociables* y *Nerviosos-Relajados*. Así mismo, se ha observado una influencia del sexo para estos *Estilos Conductuales*, ya que, en general, parece que las hembras son menos *Sociables* y más *Nerviosas* que los machos. Además, se ha encontrado una relación entre el *Estilo Parental Protector* y los *Estilos Conductuales Sociable* y *Relajado* y una relación entre el *Estilo Parental Rechazante* y los *Estilos Conductuales No Sociable* y *Nervioso*, tanto para machos como para hembras.

En el caso de las crías se las ha podido clasificar dentro de los *Estilo Conductuales Dependiente-Independiente*, *Sociable-No Sociable* y *Nervioso-Relajado*, observándose una relación entre estos *Estilos Conductuales*, todas las crías categorizadas como *Independientes*, son *No Sociables* y *Relajadas*, y las clasificadas como *Dependientes* son todas, *Sociables* y *Nerviosas*. Así mismo, también se ha encontrado, una relación de los *Estilos Conductuales* de las crías con los *Estilos Parentales* y *Conductuales de los Progenitores*, principalmente de las madres. Siendo aquellas crías hijas/os, de progenitores *Rechazantes*, las que desarrollarán una independencia más temprana, las que en un futuro invertirán más tiempo en la exploración del ambiente, por tanto, tendrán un *Estilo Conductual Relajado* y además serán menos *Sociables* con otros individuos. Por otro lado, aquellas crías descendientes de progenitores *Protectores* serán más *Sociables* con otros miembros del grupo y más *Nerviosas* frente a estímulos externos.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento Psicología Biológica y de la Salud

Programa de Doctorado: Comportamiento animal y humano: Una perspectiva etológica

TESIS DOCTORAL

Estilos Parentales y su influencia en la independencia de las crías en el Marmosete común (*Callithrix jacchus*)

Presentada en el Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Universidad Autónoma de Madrid para la obtención del Grado de Doctora por:

Belén Alonso Estanillo

Directora de la Tesis:

Ana M^a Fidalgo de las Heras

La Dra. Ana M^a Fidalgo de las Heras, Profesora Contratada Doctora del Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid

CERTIFICA: que el trabajo titulado “Estilos Parentales y su influencia en la independencia de las crías de Marmosete común (*Callithrix jacchus*)” que presenta Doña Belén Alonso Estanillo para obtener el título de Doctora, ha sido realizado bajo su dirección, y se encuentra en condiciones para su presentación y defensa ante el Tribunal Calificador.

Madrid 22 de Junio de 2017

VºBº La Directora

Fdo. Dra. Ana M^a Fidalgo de las Heras

AGRADECIMIENTOS

<<Hacer una Tesis Doctoral supone un esfuerzo máximo y una dedicación total, pero todo ese esfuerzo merece la pena>>: estas fueron las palabras que me dijo uno de los mejores profesores que he tenido durante mi carrera, José Castillejo Murillo (Facultad de Biología de Santiago de Compostela), cuando le comuniqué que quería hacer la Tesis y dedicarme a la investigación y desde luego, que tenía toda la razón.

Cuando comencé el Doctorado resultó duro, pero mi directora Ana Fidalgo de las Heras, es una de esas personas que me ha animado día a día y me ha apoyado, incluso en épocas más difíciles, por lo tanto, mis primeros agradecimientos van para vosotros dos. Gracias también a compañeros del departamento de Psicobiología con los que también he pasado muy buenos momentos: Susana M^a Sánchez, Ana Morcillo y José Caperos, de los que también he aprendido muchísimo. Gracias a Maicol Ochoa, el cual me ha ayudado con parte del trabajo que conforma la tesis.

También a la Universidad Autónoma y en particular al Departamento de Psicobiología, así como a la Facultad de Psicología el apoyo institucional prestado para llevar a cabo las observaciones del estudio. Al personal del animalario de la Facultad de Medicina de la UAM, concretamente a la responsable del Gabinete Veterinario Dña Carmen Fernández Criado, por su ayuda y asesoramiento veterinario y a todas las personas que trabajan o han trabajado allí estos años.

Por último, pero no menos importante, gracias a mi familia, sobre todo a mis padres, a mi hermana y mi abuela, que siempre han confiado en mí, a mi marido Borja y a mis amigos/as, los que tengo siempre cerca y los que nos reunimos en menos ocasiones de las que querríamos. Vosotros, que habéis aguantado mis bajones (que no han sido pocos), y me habéis mantenido siempre arriba y positiva. Gracias a todos, por vuestro apoyo incondicional, porque si no hubiera sido por vosotros, no habría llegado hasta aquí.

<<....Quien no cree en milagros, sabe que querer es poder, aquel que nada quiere, nada puede obtener, viviendo los segundos como una oportunidad, de jugar la partida luchando hasta el final.....>> -Warcry-

ÍNDICE

| | |
|--|-----------|
| 1.Introducción..... | 1 |
| 1.1 Características generales de los calitrícidos..... | 1 |
| 1.1.1 Distribución, sistemática y ecología..... | 1 |
| 1.1.2 Características reproductivas..... | 5 |
| 1.1.3 Características generales del marmosete común (<i>Callithrix jacchus</i>)..... | 9 |
| 2. Cuidado de la cría e Inversión parental..... | 11 |
| 3. Cuidado y Estilos Conductuales..... | 24 |
| 3.1 Cuidado Parental y Estilos Maternales..... | 24 |
| 3.2 Cuidado de la cría y Estilos Paternales..... | 40 |
| 3.3 Crianza Cooperativa y Estilos Parentales | 45 |
| 4. Objetivo e Hipótesis..... | 54 |
| 5. Material y Métodos..... | 56 |
| 5.1 Instalaciones y Sujetos..... | 56 |
| 5.2 Periodo de estudio, sistema de muestreo y registro | 60 |
| 5.3 Variables y Medidas..... | 62 |
| 5.4 Análisis de datos..... | 69 |
| 6. Resultados..... | 70 |
| 6.1 Estilos Maternales..... | 70 |
| 6.2 Estilos Paternales..... | 74 |
| 6.3 Estilos Conductuales de los Progenitores..... | 80 |
| 6.3.1 Estilo Conductual Sociable-No Sociable..... | 80 |
| 6.3.2 Estilo Conductual Sociable-No Sociable en hembras..... | 87 |
| 6.3.3 Estilo Conductual Sociable-No Sociable en machos..... | 91 |
| 6.3.4 Estilo Conductual Nervioso-Relajado..... | 95 |
| 6.3.5 Estilo Conductual Nervioso-Relajado en hembras..... | 98 |
| 6.3.6 Estilo Conductual Nervioso-Relajado en machos..... | 101 |
| 6.3.7 Estilo Parentales y Estilos Conductuales..... | 104 |
| 6.4 Estilos Conductuales en crías..... | 105 |

| | |
|---|------------|
| 6.4.1 Estilo Conductual Dependiente-Independiente..... | 105 |
| 6.4.2 Estilos Parentales y Estilos Conductuales Depndiente-Independiente en crías..... | 113 |
| 6.4.3 Estilo Conductual Sociable-No Sociable..... | 115 |
| 6.4.4 Estilo Conductual Nervioso-Relajado..... | 120 |
| 6.4.5 Relación Estilos Conductulaes en crías..... | 123 |
| 6.5 Relación Estilos Parentales, Estilos Conductuales de los progenitores y de las crías..... | 124 |
| 7. Discusión..... | 127 |
| 8. Conclusiones..... | 161 |
| 9. Referencias..... | 164 |



-----INTRODUCCIÓN-----

INTRODUCCIÓN

1.1 Características generales de los calitrícidos

1.1.1 Distribución, sistemática y ecología

Los calitrícidos son primates pertenecientes al grupo de los platirrininos (Plathyrrini) o primates del Nuevo Mundo (HersHKovitz, 1977; Rylands y cols., 2000; Groves, 2001). El número de Primates del Nuevo Mundo descrito en la actualidad son 152 especies y 204 subespecies (Rylands y cols., 2012). Para establecer la clasificación filogenética entre especies, se han utilizado estudios de genética molecular y de los cromosomas (Rylands y cols., 2012).

Su taxonomía ha sido muy controvertida y desde la clásica revisión de HersHKovitz (1977) donde se les consideraba como una familia (Callitrichidae) dividida en 4 géneros (*Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus* y *Saguinus*), se ha visto sometida a una constante discusión y renovación a distintos niveles. Las últimas clasificaciones colocan a los calitrícidos dentro de la familia Cebidae constituyendo la subfamilia Callitrichinae (Hapalinae) (Rylands y cols., 2000; Groves, 2001) y, los estudios moleculares (Schneider y Rosenberg, 1996) y morfológicos (Hoffmann, Schradin y Geissmann, 2007) han mostrado la proximidad entre los géneros *Callimico* y *Callithrix*. Se considera que la subfamilia Callitrichinae está dividida en siete géneros (Digby, Ferrari y Saltzman, 2007; Hofmann, y cols., 2007), los denominados marmosetes, filogenéticamente más

próximos entre sí, constituidos por cinco géneros: *Callithrix*, *Mico*, *Callimico*, *Cebuella* y el género de reciente formación *Callibella* (van Roosmalen y van Roosmalen, 2003) y los tamarines, con los géneros: *Leontopithecus*, y *Saguinus* (van Roosmalen y van Roosmalen, 2003). Sin embargo, estudios moleculares filogenéticos recientes, han proporcionado nuevos conocimientos que clarifican las relaciones taxonómicas en el linaje de calitrícidos (Bucner y cols., 2014), proponiéndose al género *Leontopithecus* y al género *Callimico*, como grupos hermanos (Bucner y cols., 2014).

Son primates de pequeño tamaño que presentan distintas coloraciones del manto y cara, además de, ornamentos como crestas y bigotes, siendo esta coloración y fisionomía muy variada entre los distintos géneros y especies (Hershkovitz, 1977; Nowak, 1999). Su peso corporal oscila entre los 90-110 g del tití pigmeo (*Cebuella pygmaea*) hasta los 750 g en el tití león dorado (*Leontopithecus rosalia*) (Snowdon y Soini, 1988), con una longitud de cabeza y cuerpo entre 14-17 cm en el género pigmeo *Cebuella*, 18-30 cm en *Callithrix*, *Mico*, *Callimico* y *Saguinus* o 20-37 cm que puede alcanzar en *Leontopithecus* (Hershkovitz, 1977; Soini, 1988; Snowdon y Soini, 1988). Como características anatómicas destacadas mencionaremos la presencia de cola, siendo ésta no prensil, la pérdida del tercer molar maxilar y mandibular (Fórmula dentaria 2.1.3.2), así como la presencia de garras en vez de uñas excepto en el pulgar del pie (Hershkovitz, 1977; Rosenberger, 1992).

Presentan un órgano vomeronasal funcional (Epple y Smith, 1985; Evans, 2003) y glándulas de marcaje externas en la región anogenital y esternal observándose que su tamaño y función presentan diferencias entre los distintos géneros (Hershkovitz, 1977; Epple y cols., 1993). Entre las funciones más características que se han descrito se han planteado la defensa del territorio, el marcaje de la comida y del lugar donde duermen e información del estatus social y reproductivo, principalmente en el caso de las hembras (*Saguinus oedipus*: French y Snowdon, 1981; Harrison y Tardiff, 1989; *Callithrix jacchus*: Epple 1970; Harrison y Tardiff 1989). De lo que se puede deducir la importancia de la comunicación olfativa entre los individuos (Epple, Alveario y Katz, 1982; Epple y cols., 1993).

Son primates arbóreos y diurnos, que ocupan una gran variedad de hábitats (Hershkovitz, 1977; Snowdon y Soini, 1988, Digby, Ferrari y Saltzman, 2007). A pesar de esta variabilidad existente de nichos, se ha descrito que muestran preferencia por bosques secundarios y zonas de límite o borde de bosque, ya que estas zonas poseen una mayor abundancia de insectos y de frutos (Rylands y Faria, 1993).

Los marmosetes y tamarines, en general, habitan en América del Sur (Bucner y cols., 2014) y principalmente se localizan en las selvas tropicales, (concretamente en la cuenca

del Amazonas) y del Noroeste de Brasil (Herskovitz, 1977; Snowdon y Soini, 1988, Digby, Ferrari y Saltzman, 2007) (ver Fig. 1).

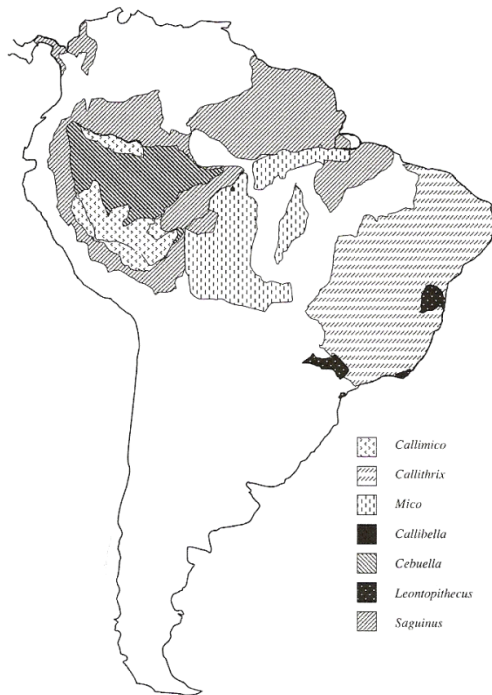


Fig 1: Mapa de distribución de *Callitrichinae* (Basado en Rylands et al. 1993; Eisenberg y Reford, 1999; van Roosmalen y van Roosmalen, 2003; Infonatura, 2004)

Estas diferencias en el tipo de hábitat hacen que su dieta también sea muy variada (Goldizen, 1987; Rylands y de Faria, 1993). Además, debido a su pequeño tamaño y a su rápido tránsito intestinal, estos animales deben tener una dieta rica en nutrientes y de alto valor energético (Garber, 1993). Son animales omnívoros, alimentándose en gran medida de frutos, exudados y néctar, aunque también, incluyen en su dieta insectos y pequeños vertebrados (Goldizen, 1987; Rylands y de Faria, 1993). Así mismo, las diferencias alimenticias también se han relacionado con la anatomía de la dentición inferior-anterior que les permite perforar los troncos y extraer determinadas sustancias como las gomas o exudados (Ferrari, 1993). Todas las especies dedican una parte importante del día (16%-34%) al Forrajeo y captura de animales, tanto de invertebrados (insectos, caracoles, etc.), como de pequeños vertebrados (lagartos, anfibios, etc.)

(*Callithrix*: Stevenson y Rylands, 1988; *Leontopithecus*: Rylands, 1993; *Saguinus*: Snowdon y Soiniu, 1988; Garber, 1993).

Tanto en libertad como en cautividad, viven en grupos sociales de 2 a 20 individuos generalmente familiares constituidos por varios machos y varias hembras, aunque también se han observado individuos solitarios y parejas macho-hembra (Terborgh y Goldizen, 1985; Goldizen, 2003). En libertad los grupos familiares pueden albergar sujetos provenientes de migraciones (Soini 1982; Ferrari 1988; Alonso y Langguth, 1989; Digby, 1995). Los marmosetes presentan una alta densidad poblacional con grupos grandes en territorios pequeños (Digby y cols, 2007) sin embargo, en el caso de *Saguinus* los grupos son más pequeños y los territorios donde viven son muy grandes comparándolos con su tamaño corporal (*Saguinus*: Garber, 1993). Así mismo, puede haber solapamiento entre distintos grupos, pero los estudios muestran una baja migración entre poblaciones (*Callithrix*, Ferriari y Digby, 1996, *Saguinus*, Huck, Roos y Heymann, 2007; *Leontopithecus*, Baker, bales y Dietz, 2002). Estas diferencias entre géneros se relacionarían con las adaptaciones morfológicas que permiten a los marmosetes alimentarse de exudados de plantas y, por tanto, no necesitan territorios muy grandes donde vivir (Rylands y Faria, 1993). Los tamarines carecen de estas especializaciones y solamente podrían alimentarse de exudados en árboles donde previamente haya agujeros (Digby y cols, 2007).

Defienden su territorio vocal y físicamente (Snowdon y Soini, 1988, Garber, 1997) ya que los calitrícidos sufren una intensa presión depredadora, (Terborgh, 1983; Caine, 1993; *Saguinus mystax*: Heymann, 1987; *Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1987), identificándose depredadores como halcones (*Micrastur ruficollis*: Izawa, 1978; *Micrastur semitorquatus*: Alonso y Langguth, 1989; *Spizaetus ornatos*: Dawson, 1976, Goldizen, 1987), ocelotes (*Felis pardalis*: Goldizen, 1987), anacondas (*Eunectes murinus*: Heymann, 1987; Barros y cols., 2002) y mustélidos (*Eira barbara*: Moynihan, 1970). Esta presión que genera la depredación es considerada por algunos investigadores como uno de los factores más importantes para explicar la evolución social de los calitrícidos (Caine, 1993) y además, ha hecho que elaboren un evolucionado comportamiento de amenazas (Barros y cols., 2002).

1.1.2 Características reproductivas

En libertad, el sistema de apareamiento de los calitrícidos es variable (Tardif, 1997). Se han descrito como monógamos, (si bien, no debería considerarse este sistema de apareamiento generalizado ya que en todos los grupos estudiados las hembras pueden copular con más de un macho, aunque no todos tendrían la misma probabilidad de engendrar crías) (Garber, 1997), así como poliándricos, poligínicos y poliginándricos, con variaciones tanto intra e intergrupales como intra e interpoblacionales (Garber, 1997, Baker y cols., 2002, Goldizen, 2003 y Saltzman, 2003). En cautividad, sin embargo, el sistema de apareamiento más común es la monogamia ya que los grupos más estables suelen estar formados por una única pareja reproductora y un número variable de crías de diferentes camadas (Sussman y Garber, 1987; Tardif, 1997). Las hembras alcanzan la madurez reproductiva a una edad temprana, siendo capaces de ovular y concebir a los 12-17 meses de edad (*C. jacchus*: Tardif y cols., 2003; *S. oedipus*: Ziegler, Savage, Scheffler y Snowdon, 1987). Así mismo, las madres no poseen períodos de amenorrea postparto y son capaces de ovular y concebir a las pocas semanas después del parto (*Callithrix jacchus*: Dixon y Lunn, 1987; McNeilly, Howiue y Glasier, 1988; *Leontopithecus*: French y cols., 2002).

Las hembras reproductoras tienen períodos de gestación muy largos en relación a su tamaño corporal (Martín, 1992; Hatwig, 1996), oscilando entre los 125 días en *Leontopithecus* y los 184 días en *S. oedipus* (Ziegler y cols., 1990; Baker y Woods, 1992; Hatwig, 1996) y a diferencia de otros primates la ovulación no está inhibida por la Lactancia, aunque en algunos estudios en cautividad (Ziegler y cols., 1990; Baker y Woods, 1992) y también en libertad (*S. oedipus*: Savage y cols., 1997; *S. mystax*: Löttker y cols, 2004) se ha observado que la ovulación postparto se puede retrasar en hembras que cuidan más de una cría. Muchas especies paren dos veces al año en cautividad, y muchos géneros (*Callithrix*, *Mico*, *Cebuella* y *Callimico*) lo hacen también en libertad (Stevenson y Rylands, 1988; Soini, 1993; Digby y Ferrari, 1994; Porter, 2001). Por lo general a los 12-32 días después del parto las hembras presentan una ovulación postparto (*C. jachuss*: Lunn y Mc Neilly, 1982; Tradif y cols., 2003; *Leontopithecus*: French y cols., 2002) siendo posible la fecundación cuando las crías son todavía

dependientes (Snowdon, 1996) por tanto, se da un frecuente solapamiento de la Lactancia y el nuevo evento de gestación.

Lo más común es que en cada grupo, solamente exista una hembra reproductora, considerada dominante, existiendo una inhibición de la ovulación hacia el resto de las hembras del grupo, mediante amenazas y agresiones de distinto grado (Abbott, 1984) y/o mediante inhibición fisiológica del ciclo ovárico (French y Stribley, 1987). Por tanto, al inhibir el desarrollo folicular del resto de las hembras adultas del grupo, se reducen sus niveles hormonales impidiendo que ovulen (Widowski y cols, 1990). Así mismo, se puede observar la existencia de un control social de la fertilidad de las hembras a través de feromonas, de una dominancia reproductiva relacionada con la edad y de la imposibilidad de endogamia (Garber y cols., 1996). En los géneros *Leontopithecus* y *Callimico*, las hijas adultas experimentan ciclos ovulatorios indistinguibles de las hembras reproductoras (Dettling y Pryce, 1999; French y cols., 2002), sugiriéndose que la inhibición sexual de tipo conductual es la primera causa de supresión reproductiva. Por otro lado, en *Saguinus*, las hijas adultas no consiguen ovular cuando viven con sus familias (Epple y Katz, 1984; Ziegler y cols., 1987; Kuederling y cols., 1995) y raras veces tienen comportamientos sexuales (Tardif y cols., 1984; Savage y cols., 1988; Ziegler y cols., 1990). Sin embargo, en libertad, los estudios no apoyan consistentemente los resultados en cautividad, ya que, aunque en *L. rosalia* se ha encontrado que las hijas mayores normalmente no ovulan (French y cols., 2003) mientras viven con sus familias, en hijas de *S. oedipus* se han observado ciclos ovulatorios quedándose preñadas posteriormente (Savage y cols., 1997).

En general, todas las especies estudiadas, con excepción de *Callimico goeldii*, paren habitualmente gemelos dizigóticos, aunque el número de crías al nacer puede variar entre 1 y 4 (Goldizien, 1990; Ziegler y cols., 1990, Baker y Woods, 1992; Digby y cols., 2007). Las crías presentan un elevado peso al nacer que supone entre un 15 y un 25% del peso de la madre (Tardif y cols., 1993). A pesar de este alto potencial reproductivo, la reproducción en los calitricidos se ve limitada por una alta mortalidad infantil, la frecuente pérdida de gestaciones y por la frecuente monopolización de la reproducción en los grupos por un solo miembro de cada sexo (Tardiff y cols., 2003).

Se ha observado que, en libertad, los nacimientos son más frecuentes en la primera mitad de la estación húmeda, ya que hay una mayor abundancia y concentración de alimentos (Snowdon y Soini, 1988; Garber, 1997; L. rosalia: Dietz y cols., 1994; Miller y cols., 2006; S oedipus: Savage y cols., 1996). Aunque los nacimientos se dan en época de abundancia alimentaria, en el caso de las hembras su ingesta energética no aumenta de manera significativa durante la preñez y únicamente se incrementa en la última fase del embarazo (Ziegler y cols., 2006; Sánchez, Peláez, Fidalgo, Morcillo y Caperos, 2008).

Por otro lado, en el caso de los machos de calitrícidos, se ha observado, que pueden reproducirse a los 15-25 meses edad (Abott y Hearn, 1978; Epple y Katz, 1980; Ginther y cols., 2002) y existe una competición entre ellos por el apareamiento a través de dos procesos: 1) *el comportamiento implicado en el cuidado de la cría*, ya que dada la importancia de ayudantes en el éxito reproductivo de la hembra, el cuidado dedicado por los machos adultos puede ser una forma de comportamiento de cortejo o un escenario competitivo en el que los machos que cuidan a las crías muestran más habilidades en la crianza y mayor eficacia biológica (Garber y cols., 1984; Rylands, 1986; Price, 1990; Ferrary, 1992; Heymann, 1996) y 2) *Competición química* incluyendo mecanismos socioendocrinos que podrían interferir con la función testicular y la competición espermática (Garber y cols., 1996). Por otro lado, Abbott en 1993, observó evidencias comportamentales y fisiológicas de supresión hormonal en machos adultos de marmosete común (*C. jacchus*) encontrándose, además, considerables diferencias individuales en el tamaño de los testículos de los individuos con una variación entre 817mm³ hasta 519 mm³ (*S. mystax*: Garber y cols., 1996).

Los calitrícidos poseen un tipo de crianza característico (*sistema de crianza cooperativa*), en el cual todos los individuos del grupo, de ambos sexos, participan en distintas actividades relacionadas con el cuidado de las crías. Un ejemplo en particular se da en el primer mes después del nacimiento, durante el cual los miembros del grupo proporcionan asistencia termorreguladora a las crías, manteniéndose constantemente en Contacto con las mismas (Snowdon y Soini, 1988; Miller y cols., 2006). Así mismo, una de las actividades más importantes relacionadas con la crianza cooperativa en calitrícidos es el Transporte, siendo las crías transportadas durante las primeras cuatro semanas de vida en todas las especies, aunque, se ha observado que, en tamarines

durante más tiempo que en marmosetes (Tardif y cols., 1993, Tardif, 1994). Otra forma de participación de los cooperantes es mediante la compartición de alimento con las crías, ya que, aunque estas, dependen de la leche materna hasta la 5ª-6ª semana, posteriormente comienzan a ingerir alimento sólido que les transfiere los distintos miembros del grupo (Cleveland y Snowdon, 1984; Ferrari, 1987; Yamamoto, 1993; Roush y Snowdon, 2001).

1.1.3 Características generales del Marmosete común (*Callithrix jacchus*)

El marmosete común (*Callithrix jacchus*) habita en el sur del Amazonas entre Madeira y el Rio Tocantins, además del sur y noreste de Paraguay (HersHKovitz, 1977). Su peso aproximado es de 350 a 450 g, aunque puede haber variaciones (Scanlon, Chalmers y Monteiro da Cruz, 1989). Se alimentan principalmente de los exudados (gomas) que producen los árboles (Nash, 1986; Scanlon, Cealmers y Monteiro da Cruz, 1989), así como de fruta e insectos (Rylands y Faria, 1993). En libertad viven en grupos sociales de 2 a 20 individuos generalmente familiares, existiendo la posibilidad de que algún miembro del grupo provenga de migraciones (Soini 1982; Ferrari 1988; Alonso y Langguth, 1989; Digby, 1995b). En general se les ha considerado monógamos, aunque en libertad (Digby y Ferrari, 1994) se han encontrado grupos poligínicos y poliándricos ya que tanto hembras como machos pueden dejar su grupo durante un día para estar con miembros de otros grupos, pudiéndose encontrar, más de una hembra preñada en el mismo grupo, aunque nunca 2 camadas al mismo tiempo (Digby 1995; Nievergelt et al. 2000). En cautividad son considerados monógamos, ya que lo más común es que haya monopolización de la reproducción por parte de una hembra, considerada dominante, (Abbott, 1984), pero al contrario que en la mayoría de los calitrícidos y al igual que en *L. rosalia* no hay inhibición fisiológica del ciclo ovárico (French y Stribley, 1987), por tanto, la supresión reproductiva será principalmente conductual (Abbott, 1984).

El periodo de gestación de la hembra reproductora es de aproximadamente 5 meses (Scanlon, Chalmers y Monteiro da Cruz, 1989), entre 152-156 días (Ingram, 1977). A los 10-20 días después del parto las hembras presentan una ovulación postparto (revisado en Tardif y cols., 2003), por lo que pueden estar continuamente en periodo de Lactancia o de gestación (Scanlon, Chalmers y Monteiro da Cruz, 1989), siendo posible la fecundación cuando las crías son todavía dependientes (Snowdon, 1996); por ello, la colaboración en la crianza por parte de otros miembros del grupo es de gran importancia para la supervivencia de las crías (Mittermeier y cols., 1988).

Tanto en cautividad como en libertad, comúnmente paren gemelos dizigóticos pudiendo variar de 1 a 4 crías (Caton, Hill, Hume y Crook, 1996). Las crías son muy pesadas con relación al peso de la madre ya que, suelen representar entre el 10% y el 15% pudiendo alcanzar hasta el 25% del peso de la misma (Hearn, 1983; Rylands, 1984) y tienen un crecimiento rápido (Rylands, 1984). Se ha observado que de la semana 2ª a la 4ª las crías pasan aproximadamente el 96% del tiempo siendo transportadas y poco a poco comienzan la exploración del entorno, utilizando para ello conductas como el Juego Solitario (Yamamoto, 1993). Entre la 5ª-10ª semana comienza el periodo de independencia, siendo el destete alrededor de la 8ª-10ª semana (Yamamoto, 1993). En las semanas 5ª - 6ª el tiempo de Transporte de las crías se reduce a un 29,5% y comienzan a alimentarse por sí mismas, aunque se ha observado que empiezan a probar alimento sólido antes, hacia la 4ª semana. En las semanas 10ª-12ª las crías ya no son transportadas, y no maman, aunque pasan una considerable parte del tiempo cerca o en Contacto con los adultos (Yamamoto, 1993).

Los individuos pasan por distintas categorías de edad, calificándose como juveniles aquellos que tienen entre 5-10 meses; Sub-adultos los que tienen entre 10-15 meses y como adultos aquellos que tienen más de 15 meses (Yamamoto, 1993). En general, las hembras alcanzan la madurez sexual a los 12-17 meses de edad, mientras que los machos lo hacen a los 13-18 meses (Abbott y Hearn 1978; Epple y Katz, 1980; Ginther et al, 2002).

En *C. jacchus*, al igual que en el resto de los calitricidos, se presentan un *sistema de crianza cooperativa*, en la que tanto los progenitores como el resto de los individuos del grupo colaboran en actividades como el Transporte, compartición de alimento con las crías, conductas de defensa, Vigilancia y de protección termorreguladora de todo el grupo (Snowdon, 1996).

2. Cuidado de la cría e Inversión Parental

El cuidado parental se puede definir como el conjunto de comportamientos o conductas realizados por los padres que favorecen la *eficacia biológica* de la descendencia (Clutton-Brock, 1991), entendiendo *eficacia biológica* como el resultado o producto de la supervivencia y fecundidad de un individuo (Dawkins, 1982). Por tanto, el cuidado parental se relaciona con cualquier inversión por parte de los padres hacia las crías, que aumente su supervivencia y su futura capacidad reproductiva (Trivers, 1972). Esta definición de cuidado parental, es solamente un término descriptivo, ya que no menciona los costos, en términos de energía, que puede conllevar (Clutton-Brock, 1991). Por tanto, en un sentido más amplio, el cuidado parental incluiría la preparación de nidos y madrigueras, la producción de huevos, el cuidado de los huevos o crías en el interior o fuera del cuerpo de la madre, el aprovisionamiento de los jóvenes antes y después del nacimiento, y el cuidado de la descendencia después de la independencia nutricional (Clutton-Brock, 1991). Así mismo, también se consideran formas de cuidado parental la alimentación de la hembra por parte del macho durante la puesta y la incubación y la defensa del territorio (Verner y Willson, 1969; Silver y cols, 1985). Sin embargo, en un sentido mucho más estricto, el cuidado parental se refiere sólo a la atención de los huevos y/o los jóvenes cuando se separan del cuerpo de los padres (Clutton-Brock, 1991).

Si se tiene en cuenta que la selección natural favorece a los individuos que hacen máximo su éxito reproductivo total a lo largo de la vida, eso también significa que la selección favorecerá a aquellos que dejan de gastar en una cría determinada, en el momento adecuado para invertir en otra (Carranza, 2003). Por tanto, en los estudios de cuidado parental también sería interesante valorar la influencia de comportamientos que no incrementen de forma inmediata la eficacia biológica de las crías, como los rechazos al acceso del pezón (Saito, 2015)

Aunque existe una enorme diversidad de comportamientos parentales en el mundo animal (Ruíz-García, 2015), en general, se han descrito cuatro tipos distintos de cuidado parental: (1) Cuidado biparental (2) Cuidado uniparental maternal (3) Cuidado uniparental paternal y (4) Crianza cooperativa (Clutton-Brock, 1991). Para explicar cada uno de estos tipos de cuidado podemos citar casos concretos:

1. En la mayor parte de las especies de peces, los machos y las hembras depositan sus gametos en un lugar determinado y el futuro de los huevos dependen de las condiciones naturales y de los depredadores, es decir *inexistencia de cuidado parental* (Ruíz-García, 2015). Aunque hay excepciones, por ejemplo, en el caso del espinosillo (*Gasterosteus aculeatus*), un pez dulceacuícola cuyos machos poseen territorios en los que las hembras depositan huevos de tamaño bastante grande (energéticamente costosos), y el macho cuida, protege y oxigena los huevos hasta que culmina su desarrollo, por tanto, estaríamos ante un *cuidado uniparental paternal* (Ruíz-García, 2015). Así mismo, se ha observado que, ciertas condiciones ecológicas o demográficas externas pueden influir en este tipo de cuidado (Keenleyside, 1983). Por ejemplo, en el caso del género *Herotilapia*, pez de los lagos de África oriental, los machos, en una población donde hay pocas hembras, protegen los huevos, manteniéndolos en la boca mientras que, si de forma artificial se aumenta el número de hembras inmediatamente los machos descuidan los huevos y se limitan a cortejarlas e inseminarlas (Keenleyside, 1983), disminuyendo por tanto el cuidado por parte del padre.

2. En el caso de las aves el 90% son monógamas y cuando el óvulo queda fecundado, la hembra, a las 24-48h, deposita los huevos y se observa un comportamiento donde el macho y la hembra, de forma simultánea efectúan una inversión en el cuidado de los polluelos, por tanto, este sería un caso de *cuidado biparental* (Ruíz-García, 2015). Esta inversión no tiene por qué ser la misma en ambos progenitores, por ejemplo, en *Pyrocephalus rubinus*, aunque el *cuidado* sea *biparental*, se ha observado que las hembras permanecen más tiempo en el nido que los machos, debido a que tanto la incubación de los huevos como el empolle de los pichones son actividades realizadas exclusivamente por ellas (Fiorini y Rabuffetti, 2003). Por tanto, aunque ambos padres puedan participar en el cuidado de las crías, es común, que el esfuerzo y las actividades

que realizan los individuos de la pareja no sean semejantes, siendo comúnmente mayor la participación de las hembras (Kendeigh, 1952; Lack, 1968).

3. Por otro lado, en mamíferos, en el 95% de los casos el macho deserta y no provee cuidado parental, es decir, el cuidado recae exclusivamente en la hembra, por tanto, en este caso estaríamos hablando de un *cuidado uniparental maternal* (Ruíz-García, 2015). Por ejemplo, en el caso de los primates se ha observado que, de forma general, las crías son transportadas por sus madres durante más tiempo que en otros mamíferos (Maestriperi, 2011). Por otro lado, en el caso de los primates Calitricidos, el tipo de *cuidado* es *cooperativo*, es decir, tanto los progenitores como otros miembros de la familia/grupo invierten en el cuidado de las crías, siendo ésta una característica importante y similar a lo que ocurre en humanos (Saito, 2015).

Así mismo, es importante valorar la inversión parental (PI) y el éxito reproductor derivado del cuidado parental, además de los costes que los padres y sobre todo las propias madres realizan para aumentar el estado físico y el desarrollo de sus hijos (Knapton, 1984; Thornhill y Gwynne, 1986). En general, la PI, se podría definir como el conjunto de actitudes que tienen los progenitores hacia las crías para incrementar la supervivencia de las mismas y por consiguiente el éxito reproductivo a costa de la capacidad de los progenitores para invertir en otros descendientes (Trivers, 1972). Así mismo, la PI se podría describir como un acto altruista, definiendo acto altruista, como un comportamiento que no beneficia o incluso puede dañar al individuo que lo realiza, mientras que beneficia al que lo recibe (refiriéndose al costo y beneficio en términos de éxito reproductivo; Trivers, 1974). Por tanto, un acto altruista dirigido a un familiar tendrá un valor para la supervivencia de relación beneficio / costo alto (Trivers, 1974). Se ha observado que, concretamente, la inversión por parte de las madres podría diferir entre familias y dentro de la propia familia (Ragan y cols., 2012). Esta variación de la inversión maternal hacia sus crías podría incrementar la diversidad fenotípica dentro de una unidad familiar, donde la diversidad genotípica es reducida y las condiciones ambientales para la descendencia podrían ser poco variables e inapreciables (Crump, 1981; McGinley y cols., 1987; Dziminski y Roberts, 2006; Crean y Marshall, 2009). Así, tanto la diversidad fenotípica como comportamental de las crías, incrementarán la

probabilidad de supervivencia en su etapa reproductiva, y tendrán una respuesta más flexible a los cambios ambientales (Philippi y Seger, 1989). Por tanto, las madres podrían "decidir" variar el cuidado maternal dado a cada cría, para asegurar el éxito reproductivo de la mayor cantidad de sus descendientes (Ragan y cols., 2012), y estas diferencias de comportamientos maternos hacia las crías podrían observarse ya después del nacimiento (Ragan y cols., 2012).

Se ha sugerido que, la selección natural habría favorecido la existencia de una mayor tendencia de las hembras a invertir en el cuidado de las crías, debido a su previa inversión en la formación de los gametos femeninos (Trivers, 1972). Desde este punto de vista, si el abandono de las crías produce su muerte, las hembras tendrían que perder más que los machos (Trivers, 1972). Por otro lado, Clutton Brock (1991), determinó que las hembras podrían ocuparse más de las crías que los machos, no porque previamente hayan invertido más, si no, porque los costes para ellas son menores, así mismo, los machos producen muchos más gametos que las hembras y esto haría que fuese más rentable para la hembra que para el macho continuar invirtiendo en el cuidado de la descendencia. De cualquier forma, el esfuerzo dedicado en cada camada supone una pérdida del potencial reproductivo y, por tanto, el interés de los progenitores será equilibrar los beneficios y los costos de la inversión en cada una de sus crías, maximizando así su éxito reproductor (Trivers, 1974).

Así mismo, han sido descritos dos tipos de inversión parental para potenciar la supervivencia y el desarrollo de las crías: (1) *inversión parental directa* e (2) *inversión parental indirecta* (Kleiman y Malcolm, 1981). La *inversión parental directa* se centraría en el acaparamiento de la cría, el Espulgamiento, la Inspección y el cuidado de la misma, además del juego entre padres y descendientes (Braun y Champagne, 2014). Por otro lado, la *inversión parental indirecta* incluiría la adquisición de recursos nutricionales, alimentación de la cría, construcción de las zonas de descanso y defensa del territorio (Braun y Champagne, 2014).

Las crías no podrían sobrevivir sin cuidado parental siendo, además, el medio social, un factor importante para el desarrollo de las mismas (Ripetti y cols., 2002). Se ha observado que, la privación social del individuo afecta a casi todos los aspectos de lo que significa ser un *primate social* y si la privación se extiende sobre los primeros 6-9 meses de vida postnatal, la mayoría de los efectos persisten en la edad adulta (Harlow y cols., 1971; Kraemer, 1992). Por tanto, los individuos criados de forma solitaria y privados de estímulos psicosociales, muestran diferentes tipos de "trastornos", que incluyen alteraciones en la regulación de la temperatura, en la función del sistema inmune, en la regulación del peso corporal y en patrones de alimentación (polidipsia e hiperfagia), comportamientos de autolesión, estereotipias, hiper o hipoemocionalidad y, en general, son más agresivos (Kraemer, 1992; Lubach y cols., 1992; 1995).

Se han destacado dos razones por las que los primates criados en aislamiento social total pueden diferir fisiológicamente de los criados socialmente (Kraemer, 1997). Por un lado, (1) hay un menor número de estímulos y menos complejos que entran en el sistema nervioso ya que, en este caso habría privación social denominada *privación sensorial* y, por otro lado, (2) la variedad de comportamientos motores posibles o requeridos están limitados bruscamente como consecuencia de la *privación sensorial* (Kraemer, 1997).

Independientemente del tipo de estructura social en la que viva la cría y, aunque ambos padres puedan participar en el cuidado de la misma, como ya se ha mencionado, el esfuerzo y las actividades que realizan los individuos de la pareja no son semejantes, existiendo comúnmente una mayor participación de las hembras (Kendeigh, 1952; Lack, 1968). Para poder demostrar la influencia de las relaciones sociales de la cría con otros individuos y el propio vínculo entre la madre y la cría, se realizaron estudios bajo las siguientes condiciones de crianza: (1) Se separaron a los lactantes de sus madres al nacer y durante el primer mes se criaron a mano, (2) posteriormente se juntaron con individuos de su misma edad y todos convivieron hasta los 6 meses de edad, (3) más tarde, se trasladaron a grupos más grandes compuestos por individuos de su misma edad, además de, madres criando a otros individuos e individuos de mayor edad (Champoux y cols., 1989). Como resultado, se pudo observar, que los individuos criados de acuerdo con este protocolo, aún sin haber sido criados por sus propias madres, desarrollaron fácilmente vínculos afectivos entre sí (*M. mulatta*: Harlow, 1969). Sin

embargo, los individuos que carecen de "lugar de seguridad" y se crían por tanto sin la madre, ni otros compañeros, en cuanto al posible desarrollo de comportamientos individuales como la exploración, se les observó mucho más ansiosos (Suomi, 1997). Así mismo, cuando posteriormente, se los introdujo con otros individuos, inicialmente tendían a ser más tímidos, y su futuro rango de dominancia en el grupo era menor (Suomi, 1995). Aun así, cabe destacar que, todos estos resultados se basan en estudios hechos en cautividad, ya que la mayoría de los primates que viven en libertad cuando nacen no muestran experiencias de eliminación del cuidado materno (Suomi, 1997). Si son abandonados por sus madres, rara vez sobreviven a la infancia y aunque estén rodeados de compañeros, ellos inevitablemente tienen experiencias breves de estrés emocional, fisiológico y psíquico (Suomi, 1997). Por tanto, los primates que se han criado de forma solitaria total o solitaria parcial tienen diferentes conductas, diferencias psicológicas y cognitivas que aquellos criados con otros primates (Kraemer, 1997).

Basándose en investigaciones sobre la relación madre-cría y su separación en primates, ya en 1969 John Bowlby postuló la *Teoría del Apego*. En ella se describió que, durante toda la vida de un individuo, sus relaciones sociales iban a estar influenciadas por las relaciones previas establecidas con su madre (Bowlby, 1969). Así mismo, todas las definiciones que se han dado de la Teoría del Apego, consideran que el sistema de cuidado no sólo debería ser examinado como un sistema individual, sino que habría que relacionar el sistema de comportamiento parental con el comportamiento de las crías (Cassidy, 2000). Además, en la Teoría del Apego también se deben considerar características de tipo cognitivas, emocionales, influencias en el cuidado en el pasado y presente, esperanza de vida y diferencias en el cuidado maternal y paternal (Cassidy, 2000).

Harlow (1958), en investigaciones con Macacos rhesus (*M. mulatta*), pudo demostrar que la separación de las crías de la figura materna, o su pérdida a una edad temprana, podría tener consecuencias a largo plazo en las conductas de las crías. Así mismo, otros estudios demostraron que algunos individuos eran más vulnerables que otros al estrés de la separación durante la infancia (Hinde y Spencer-Booth, 1971; Hinde, 1977). Por

tanto, se podría hablar de la importancia de una calidad en la relación entre la madre y la cría, antes y después de la separación (Hinde, 1977).

Se ha observado que existen dos circunstancias principales que pueden generar una separación entre la madre y la cría: (1) Separación forzada y la incapacidad de recuperar el Contacto con la cría, así sea una separación experimental o una separación por secuestro de la cría por otros miembros del grupo e (2) Iniciación espontánea por parte de la cría de la separación para explorar el medio (Maestriperi, 2011). En libertad, el tipo de separación mayoritario entre la madre y la cría es aquel que se da como resultado del proceso de independencia (Maestriperi, 2011). Sin tener en cuenta el origen de la causa, el proceso de separación puede generar ansiedad tanto en la madre como en la cría, pero se ha observado que las formas de manifestarse son distintas (Maestriperi, 2011). En el caso de la ansiedad maternal en primates se expresa con cambios fisiológicos (activación del Sistema Nervioso Autónomo -SNA-, la liberación de catecolaminas y un incremento en los niveles de cortisol en el plasma) (*Saimiri sciureus*: Coe y cols., 1985; Levine y Weiner, 1988; *M. mulatta*: Levine y cols., 1985; Champoux y Suomi, 1994) y con cambios en el comportamiento, como incrementos de la Vigilancia y de actividades autodirigidas como el Autorrascado (Maestriperi, 2011). Se ha observado que, cuando una madre de primate es separada de forma forzada de la cría, la madre muestra comportamientos de agitación y genera vocalizaciones (Levine y Wiener, 1988). Estas vocalizaciones y esta agitación reflejan los esfuerzos por localizar y recuperar el Contacto con la cría y por lo general remiten con su reunión (Maestriperi y Call, 1996). Así mismo, se ha observado que el comportamiento de agitación es acompañado por una activación del eje hipotálamo-pituitario-adrenal (HPA) y las respuestas fisiológicas son generalmente potenciadas si la separación de la cría está asociada con la exposición a circunstancias o procedimientos novedosos (Maestriperi, 2011). Así mismo, se ha observado que las madres de *M. mulatta* pueden discernir entre el riesgo que puede sufrir la cría y el que pueden sufrir ellas mismas, pudiendo diferenciar, por tanto, entre ansiedad maternal y ansiedad social, aunque existe una correlación entre ellas (Maestriperi, 1993a; 1995a). Por ejemplo, se ha podido observar, que las hembras cuando no tienen crías y se les aproximan otras hembras, no manifiestan signos de

ansiedad, pero si tienen crías, sí manifiestan estos síntomas (Maestriperi, 1995b). Esto, podría ser debido a que las madres de *M. mulatta*, "son conscientes" de que sus crías son vulnerables ya que entre otras cosas tienen un pequeño tamaño y carecen de experiencia (Maestriperi, 2011). Por otro lado, se ha observado un incremento de las rupturas de Contactos con la madre a medida que las crías van madurando (Hinde y Atkinson, 1970). Esta interrupción del Contacto en las primeras semanas de vida de la cría, está correlacionado, con un aumento de la ansiedad de la madre, que se manifiesta con un aumento en el Autorrascado y aumento de la Vigilancia de la cría y de otros miembros del grupo por parte de la madre (Maestriperi, 1993 a,b; 1995c). Por tanto, la ansiedad maternal parece reflejar el miedo a la pérdida de la cría y la incertidumbre de cuáles serían las medidas que deberían tomarse (Maestriperi, 2011). El Autorrascado y la Vigilancia de la cría y de otros miembros del grupo va disminuyendo cuando la cría alcanza las 12 semanas de vida, ya que las crías serán menos vulnerables a la persecución y al secuestro (*M. mulatta*: Maestriper, 1993a). Por otro lado, parte de la variabilidad en la ansiedad maternal por la separación se ha relacionado con determinadas características demográficas, y también con determinadas características individuales de la madre (Maestriperi, 2011).

Así mismo, también se ha descrito una ansiedad por separación por parte de las crías y, además, se ha observado que el tipo de cuidado maternal que reciben, está correlacionado con su comportamiento futuro (Pan y cols., 2014). Por ejemplo, las crías que reciben pocos Espulgamientos, generalmente serán más ansiosas y depresivas (Pan y cols., 2014). En general, se ha descrito que, el tipo de respuesta comportamental de la cría a la separación de su madre en primates no humanos, a menudo se caracteriza por dos respuestas: "Protesta" y "Desesperación" (Bowlby, 1969). La "Protesta" se manifiesta con un incremento en la actividad, agitación y vocalización y la "Desesperación" se caracteriza por la inactividad, la retirada y un incremento de los comportamientos autodirigidos, así como abrazarse, adoptar postura fetal, meterse el dedo en la boca y, se ha observado que, a menudo dejan de comer (Bowlby, 1969). La "Protesta" y la "Desesperación" a menudo se describen como variaciones de una respuesta a la pérdida y, además, pueden diferir en gravedad y momento de inicio (Bowlby, 1969). La exposición de la "Desesperación" es vista como una respuesta severa,

además suele mostrar una depresión debida a la separación y presumiblemente refleja una mayor *percepción de pérdida* (Bowlby, 1969). Por ejemplo, en estudios con *M. rhesus*, si se compara la respuesta a la separación producida en individuos criados por madres inadecuadas o abusivas, con individuos criados por madres altamente competentes, la respuesta más severa a la separación ("Desesperación") generalmente se produce entre los individuos criados por madres inadecuadas o abusivas, ya que, los supuestos "lugares seguros" para la cría, no han existido y esto hace que se reduzca su valor de supervivencia (Kraemer, 1997). Así mismo, los individuos criados por sus madres en general, se ven muy influenciados por la separación y son muy propensos a exhibir comportamientos de estrés más o menos agudos, frente a cambios en el medio (Hinde, 1977; Rosenblum y Paus, 1984).

Por otro lado, si se hace una comparación de individuos criados con *madres inanimadas* (que no tienen ninguna capacidad para alimentar, nutrir, o proteger a la cría) con individuos criados con *madres reales*, generalmente los criados con *madres inanimadas* tienen repuestas más graves a la separación, que aquellos separados de *madres reales* (Kraemer y cols., 1991). La razón es, que las *madres reales* inicialmente proporcionarán un mecanismo de regulación externa que desarrollará muchos de los mecanismos fisiológicos de autorregulación de la cría, que persistirán en ausencia de la madre (Kraemer, 1997). Por otro lado, si la cría está apegada a un objeto (*madre inanimada*) que no proporciona los estímulos reguladores usuales, ésta cría nunca podrá desarrollar los procesos habituales de autorregulación (Kraemer, 1997). Con lo cual, en estos casos la respuesta severa a la separación se debería a una carencia de mecanismos de autorregulación fisiológicos adecuados, más que a un estado cognitivo interno de la cría, es decir, a una "percepción de la pérdida" de la madre (Kraemer y cols., 1991; Kraemer, 1992). Por tanto, en general, se ha observado que el periodo después de la separación de la madre y de la cría (independientemente de las circunstancias), está típicamente dominado por el estrés y la depresión, empezando a emerger en individuos más vulnerables (Suomi, 1997). Así mismo, se ha podido constatar, que el tiempo de separación madre-cría también influye en la conducta de la propia cría, por ejemplo, separaciones largas de más de dos semanas aumentan la capacidad de independencia de la misma (Plimpton y Rosenblum, 1983).

Además, por otro lado, se pudo observar que, el entorno social general de una cría también afecta a sus comportamientos futuros, por ejemplo, una cría separada de su madre, pero dejado en un entorno familiar y social es bastante resistente a los efectos adversos de la separación materna (Rosenblum y Kaufman, 1968; Reite y cols., 1989). Esto constataría, que no sólo será importante la relación existente entre la madre y la cría sino la relación entre todos los miembros del grupo y la propia cría.

Así mismo, si nos imaginamos a los descendientes como actores en *la interacción progenitor-cría*, podemos pensar en la existencia de un conflicto importante entre la motivación por la futura reproducción de los progenitores, y el interés de las crías de maximizar su supervivencia y su futuro éxito reproductivo, por lo que, presumiblemente, solicitarán más inversión de la que los progenitores les pueden dar (Trivers, 1974). Este conflicto de intereses acerca de la cantidad de inversión parental se hará conductualmente observable a lo largo de distintos momentos del desarrollo de las crías lo que se ha relacionado con la existencia de un conflicto genético de intereses, ya que, mientras que los padres están igualmente relacionados con la totalidad de su descendencia e intentan equilibrar las inversiones entre sus descendientes actuales y futuros, las crías exigirán la inversión de sus padres, incluso a costa de los hermanos (Trivers, 1974). Este conflicto descrito entre descendientes y progenitores está definido por la *Teoría del Conflicto Progenitor-Cría (POC)*.

Aunque se ha observado, que este conflicto se puede producir en varias etapas de la vida de las crías, Bateson (1994), argumentó que el conflicto progenitor-cría se produce en etapas distintas al destete, ya que la descendencia a menudo se desteta ella misma, y las madres y las crías se supervisan mutuamente actuando en interés común. Concretamente, se observó, que este conflicto (que se manifestaba mediante determinadas conductas como los rechazos por parte de la madre a la cría), empezaban a los 2-3 años después del destete y se intensificaban cuando la crías contaban con 3-4 años de edad correspondiente al comienzo del estro de la madre (Clark, 1977). Por ejemplo, en orangutanes (*Pongo pygmaeus*) el primer signo de *conflicto* se da a los 5 meses de edad de la cría y continua durante años, y se manifiesta mediante violentos sustos y agresiones por parte de la madre (Horr, 1977). Por otro lado, en chimpancés

(*Pan troglodytes*) estos Rechazos y Agresiones ocurren, sobre todo, durante el periodo de alimentación, pero también durante periodos de Espulgamiento, Transporte de las crías, descanso de la tarde y el apareamiento de la madre (Yerkes y Tomilin, 1935; Lawick-Goodall, 1968; Clark, 1977; Pusey, 1983). En estudios de Jay (1965) con madres de langur (género *Semnopithecus*), se pudo observar que las madres alternaban durante semanas, Rechazos y Contactos con sus crías. Unas madres comenzaron a rechazar a sus crías después de sólo 1 mes, mientras que otras hembras no las rechazaron hasta que se reanudó el estro (Jay, 1963).

Al igual que en langures, madres de babuinos (*Papio hamadryas*) observados por DeVore (1963) rechazaron cada vez más a sus crías tras la reanudación del estro. Por otro lado, en estudios de Ransom y Rowell (1972) se observaron variaciones en el comienzo de los Rechazos ya que algunas madres de *P. hamadryas* los iniciaron en la semana 10 después del parto, mientras que otras lo hicieron a las 35 semanas, cuando reanudaron el estro. Además, se pudo observar que, estas crías rechazadas respondían dando gritos e intensificando los intentos de aferrarse a sus madres (Ransom y Rowell, 1972). Por otro lado, en macacos (*M. mulatta*), se ha descrito que los Rechazos maternos pueden comenzar al primer mes de vida del lactante existiendo un pico entre los 10 y 12 meses de edad del mismo (Hinde y Spencer-Booth, 1967; Maestripieri, 1994b).

Así mismo, Worlein y cols., (1988) argumentaron que el proceso de destete debería ir acompañado, de un aumento de los Rechazos de Contacto ventral de la madre hacia las crías, promoviendo de esta forma la independencia de los descendientes. Altmann (1980) hipotetizó, que estos Rechazos maternos sirven para acostumar o limitar a la cría a una hora apropiada para el Contacto, en lugar de animarlos a su independencia nutricional o de locomoción per se. Por lo tanto, a pesar de que los Rechazos maternos inicialmente dan lugar a la angustia y rabietas de la cría, éstas pronto aprenden a reestructurar sus horarios de manera que obtienen la atención de la madre sin interferir con las actividades de la misma (Altmann, 1980).

Por otro lado, se hizo hincapié en que las madres también rechazaban intentos de Contacto realizados por los lactantes durante periodos de Forrajeo y, en menor medida,

durante periodos de desplazamiento y descanso (Altmann, 1980). Por tanto, en general, se podría decir que los contextos más comunes del *conflicto* comportamental materno-infantil incluyen el desplazamiento, la alimentación (Rosenblum y Sunderland, 1982), la formación de grupos para dormir (Hammerschmidt y cols., 1994) y la reanudación del apareamiento de la madre (Wörlein y cols., 1988; Gomendio, 1991; Berman y cols., 1994).

En el POC además de existir una relación entre la actividad de la madre y los Rechazos hacia la cría, también se observó, una relación entre la actividad de la madre y los Contactos con la cría en *Papio cynocephalus*, especialmente durante los primeros 4 meses de vida de las crías (Altmann, 1980). En este periodo éstas eran más propensas a estar en Contacto cuando sus madres estaban no estaban espulgándolas y además existía una mayor probabilidad de estar fuera de Contacto cuando su madre se estaba moviendo (Altmann, 1980). En general, los Contactos ventrales disminuían continuamente en las primeras 20 semanas de vida de la cría, pero luego se mantuvieron relativamente estables de la semana 21 a la 44, mientras que las duraciones de los Contactos incrementaban significativamente después del pico de apareamiento de la madre (*Macaca fuscata*: Worlein y cols., 1988).

Así mismo, a medida que el destete progresaba, se observó que, las crías mostraban muchos síntomas de depresión y durante los últimos meses de amamantamiento se producía una regresión a comportamientos más infantiles como el lloriqueo, Solicitud de Transporte ventral, largos períodos de Contacto y se incrementaban los Espulgamientos hacia la madre (*M. mulatta*: Maestripieri, 2001). Concretamente, la angustia infantil alcanzaba su punto máximo cuando las madres reanudaban el apareamiento (entre 21-28 semanas de edad del lactante) y luego descendía a niveles inferiores el resto del año.

Aunque la mayoría de los estudios se han centrado en las diferencias en el cuidado maternal entre distintas camadas, estudios recientes muestran que hay una variación significativa en el cuidado maternal recibido entre individuos de la misma camada (Pan

y cols., 2014). Además, se ha observado, que aquellas crías macho que recibían más Espulgamientos que sus hermanos eran menos activos en la etapa juvenil (Cavigelli y cols., 2010) y las crías hembras que recibían más lamidos o Inspecciones ano-genitales, eran más lentas al acercarse a objetos novedosos en la etapa adulta (Ragan y cols., 2012). Así mismo, en otros estudios, en el caso de los machos, los que recibían altas tasas de Espulgamiento mostraban un incremento en la actividad locomotora (Cavigelli y cols., 2010) e incrementaban su comportamiento exploratorio (Caldji y cols., 1998). Estos resultados podrían indicar que dentro de la misma camada los efectos asociados al Espulgamiento maternal podrían ser parcialmente distintos pudiendo existir una correlación con el sexo (Pan y cols., 2014).

Por otro lado, se ha observado la existencia de una correlación entre el cuidado de los progenitores hacia las crías y el desarrollo de los sistemas cerebrales de las mismas, que regularán su comportamiento social, y afectarán, por tanto, a sus futuras relaciones con otros individuos (Rilling y Young, 2014). Así pues, el aprendizaje de la cría también estaría mediado por la relación que manifieste con la madre, pudiéndose además verse facilitado por el tamaño del cerebro de la misma (Nash y Wheeler, 1982).

3. Cuidado Parental y Estilos Conductuales

3.1 Cuidado Parental y Estilos Maternales

Los esfuerzos por describir las relaciones madre-cría en primates data de los años 20 y 30 del siglo XX con las observaciones sistemáticas de Yerkes en chimpancés (*Pan troglodytes*) y macacos (*Macaca mulatta*), los trabajos de Harlow en 1958 y posteriormente los estudios de Hinde y cols., con macacos rhesus (*M. mulatta*) en 1971. Estos estudios describieron la relación madre-cría, como la relación social más importante en la vida de un primate (Harlow y Suomi, 1971), no sólo porque es el primer vínculo que se forma, sino también por su naturaleza intensa y la posibilidad de influir en los vínculos futuros de la cría (Collinge, 1991). Así mismo, este tipo de relación es dependiente de la especie a la que pertenecen y al grado de desarrollo de la cría (Martin, 2000).

Según estos estudios, se puede hablar de unas características generales en esta relación madre-cría y del desarrollo que siguen la mayor parte de las crías de primates (Martin, 2000). Se ha observado que, al principio, la cría es totalmente dependiente y es transportada continuamente por la madre, además, a medida que va creciendo irá disminuyendo el tiempo de Transporte (Martin, 2000). Posteriormente pasarán por un periodo en el cual tienen un cierto grado de locomoción independiente y comienzan a alejarse de sus madres, disminuyendo por tanto el Contacto y explorando así el entorno (tanto físico como social) (Martin, 2000). Como ya se ha mencionado, en estudios con *M. mulatta*, se observó que, en el primer mes de vida de la cría, ésta y la madre, contactan de forma interrumpida fomentado por los intentos de locomoción y exploración del ambiente por parte de la cría (Maestripieri, 1995a, 1996). Así mismo, se ha observado que, si se reduce la cantidad de conductas sociales entre la madre y la cría en el periodo de crecimiento de esta última, esto generará un cambio gradual en la calidad de desarrollo de la propia cría (Pryce, 1995).

Aunque la duración del cuidado maternal varía entre las especies, por lo general termina, cuando la cría adquiere una locomoción autónoma e independiente, aunque las relaciones amistosas podrían continuar (Whitten, 1987). Por ejemplo, las crías de *M.*

mulatta invierten sus primeros días y semanas de vida en mantener un contacto con su madre biológica (Suomi, 1997). En su segundo mes de vida comienzan a explorar su ambiente social y físico usando a su madre como "lugar seguro" (Lubach, 1992). Unas pocas semanas después invierten cada vez más tiempo en interacciones sociales con otros miembros del grupo (Harlow, 1969), observándose durante los 6 meses de pubertad, que la conducta de Juego con otros individuos del grupo llegará a ser una actividad social predominante (Suomi, 1997). Durante este tiempo, las interacciones de Juego llegarán a ser cada vez más complejas, implicando patrones de comportamiento que simularán virtualmente las actividades sociales de los adultos, incluyendo comportamientos reproductivos e interacciones de dominancia y agresividad (Suomi y Harlow, 1975).

En Primates no-humanos y humanos, se han observado que, muchos aspectos del cuidado, dependen en parte, de la experiencia adquirida durante el desarrollo (Maestripieri, 2011). Es decir, se ha observado que, madres de primates no humanos necesitan experiencia para aprender como transportar a las crías, como mantener el Contacto de la cría con su pezón para obtener la nutrición necesaria, como protegerlas de la atención no deseada de otros congéneres y como fomentar la independencia y el destete de la cría (Pryce, 1996). En grupos de *M. mulatta* se ha visto que las madres primíparas son mucho más negligentes y abandonan a sus crías con más regularidad, mostrándose mucho más torpes en el comportamiento maternal y en el Transporte de las crías (Maestripieri y Carrol 1998a, b; Schino y Troisi, 2005). Así mismo, a medida que aumentan los nacimientos se ha observado que la probabilidad de abandono de las crías se va reduciendo (Maestripieri y Carrol 1998a, b; Schino y Troisi, 2005). Por tanto, es importante la experiencia, para el comportamiento del aprendizaje maternal, y ésta, puede ser adquirida, a través de interacciones con otras madres y mediante la observación de las interacciones de su madre con sus hermanos más jóvenes o entre otras hembras y sus propias crías (Maestripieri, 2011). Como ejemplo, en investigaciones con madres primíparas de monos vervet (*Chlorocebus pygerythrus*), se muestran que las interacciones de éstas con hermanos jóvenes o con otras crías hembra durante el periodo juvenil, afectan a la calidad de su cuidado maternal posterior y por tanto, al aumento de la probabilidad de supervivencia de las crías, permitiéndoles así

que, en un futuro, sean madres más competentes (Fairbanks, 1990; Maestriperi, 2011). Además, en primates se ha descrito una variación del cuidado por parte de las madres en relación con el estadio de desarrollo de las crías (Maestriperi, 2011). Por ejemplo, en hembras experimentadas, se ha observado que, en el periodo de crías dependientes, (en el cual las crías son cuidadas y espulgadas por sus madres y gastan una gran cantidad de tiempo durmiendo en el pecho de la misma), las madres son las responsables del mantenimiento del Contacto y de la proximidad con sus crías (*M. mulatta*: Maestriperi, 2011). En estadios de desarrollo posteriores, las crías tenderían a romper poco a poco el Contacto y se alejarían de la madre, mientras que las propias madres seguirían a las crías e intentarían reestablecer el Contacto con ellas (Maestriperi, 2011). Además, se ha podido constatar que, durante el tiempo dedicado al descanso o actividades sociales, las crías pasan cada vez más tiempo fuera de Contacto con su madre, con el fin de explorar el medio ambiente o jugar con otros individuos (Maestriperi, 2011). Por otro lado, durante el segundo y tercer mes de vida de la cría el mantenimiento de Contacto y proximidad recae sobre ella, observándose que la madre frecuentemente rompe el Contacto y se aleja de las crías mientras que éstas siguen a sus madres e Inician Contactos con ella (Maestriperi, 2011). Por tanto, en este periodo, las madres podrían inhibir y controlar las actividades de sus crías mediante restricciones físicas, e impedimentos de Inicios de Contacto de las crías hacia ellas (Maestriperi, 2011).

Aunque estos comportamientos de las madres son generales, se han encontrado diferencias comportamentales entre las hembras de *M. mulatta*, en la frecuencia con la que espulgan o acunan a sus crías, inician o rompen Contactos e incluso en los Rechazos hacia las mismas (Maestriperi, 2011). Además, se ha observado que, estas diferencias individuales en el comportamiento maternal son consistentes a lo largo del tiempo e incluso entre crías diferentes (Maestriperi, 2011). Así mismo, estas diferencias pueden verse influenciadas por características sociodemográficas (edad, experiencia previa maternal, rango de dominancia), así como características de las crías (edad, sexo), y del medio ambiente (disponibilidad de comida, riesgo de depredación, riesgo de Agresión o robo de la cría por otros miembros del grupo) (Maestriperi, 2011).

Relacionado con estas diferencias interindividuales en el cuidado por parte de las madres, Pryce (1992), propuso un *Modelo de Regulación de la Motivación Maternal* basándose en el aislamiento social en mamíferos (principalmente investigaciones realizadas con ratas de laboratorio, ovejas y primates -*M. mulatta*-) en el cual, los procesos emocionales juegan un papel central (Maestripieri, 2011; Fig 2).

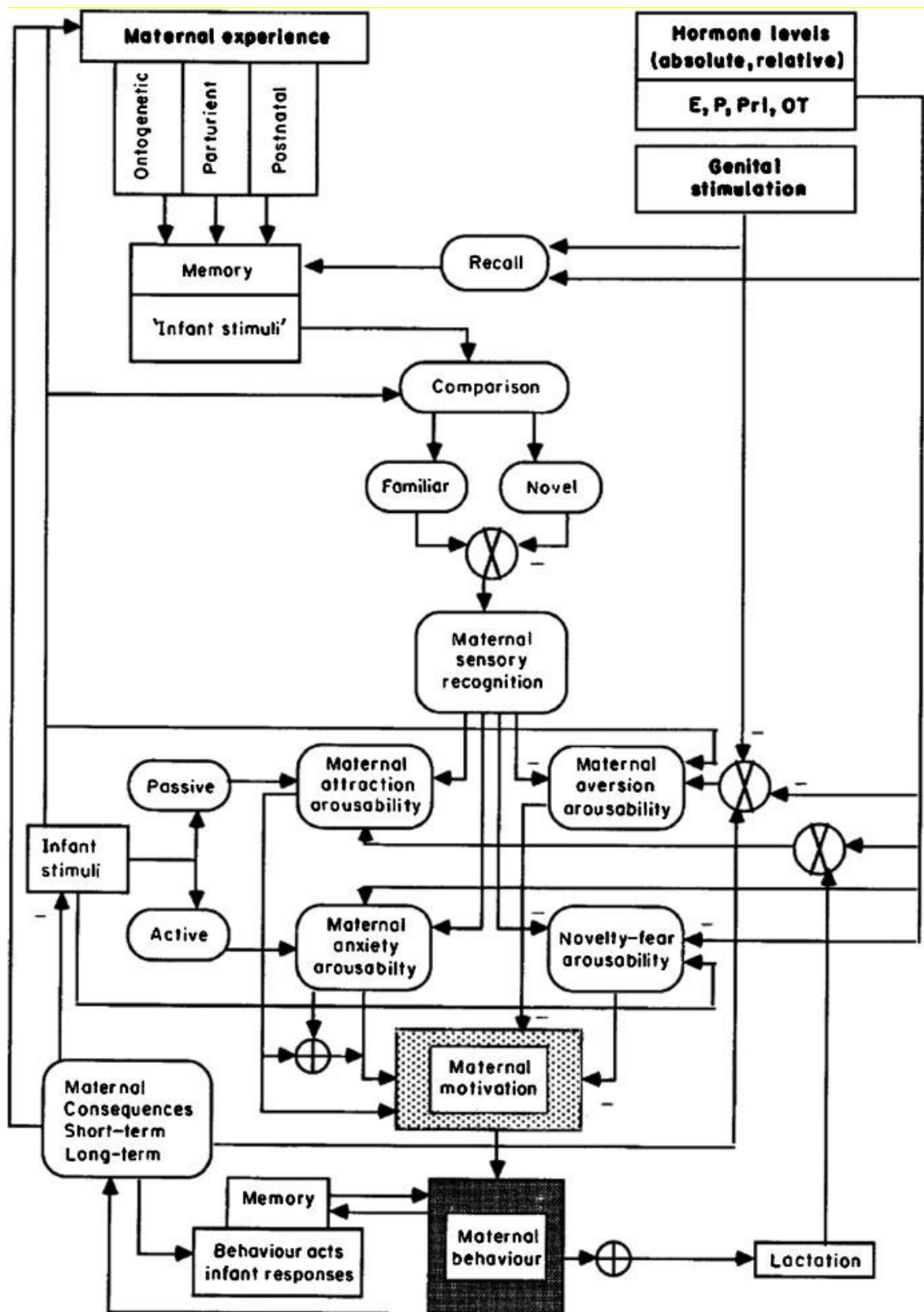


Fig 2. Modelo de Regulación de la Motivación Maternal (Pryce, 1992)

En este modelo, se han descrito algunos precursores o procesos entrada, algunos productos o procesos resultado y determinados procesos intermedios. Los principales precursores del sistema son los estímulos infantiles (Maestriperi, 2011). Los resultados o productos serían la motivación materna y el comportamiento materno (Maestriperi, 2011) y los procesos intermedios serían las experiencias maternas y el estado hormonal entre otros (Maestriperi, 2011). Conductas como la excitación o ansiedad, son influencias positivas en la motivación materna, sin embargo, la aversión y el miedo a objetos novedosos son inhibidores de esta motivación materna (Maestriperi, 2011). De acuerdo al modelo de Pryce, las hembras inmaduras que han sido expuestas a estímulos infantiles antes de madurar reproductivamente; almacenan estos estímulos en la memoria y adquieren experiencias prácticas con ellos. Además, estos estímulos infantiles pueden ser pasivos (características olfativas o visuales) o activos (expresiones faciales, vocalizaciones, comportamientos motores) (Maestriperi, 2011). Se ha descrito, que la reactividad emocional, en general, juega un rol importante, en la regulación del comportamiento materno en mamíferos, y especialmente en primates no humanos y humanos (Dix, 1991; Pryce, 1992, Maestriperi, 1999; Maestriperi, 2011). Por ejemplo, la inducción al estrés de la madre podría provocar la inhibición de la regulación de las emociones, y sus características fisiológicas, podrían alterar su motivación materna y causar comportamientos mal-adaptados del cuidado de las crías (Maestriperi, 2011). Después de las primeras semanas postparto, se ha observado que, la motivación materna va disminuyendo paulatinamente, pudiendo ser debido a los cambios producidos en los estímulos infantiles (ya que las crías probablemente sean menos atractivas para la madre a medida que van madurando) y a la producción de cambios neuroendocrinos que reducen la sensibilidad a los estímulos de las crías (Maestriperi, 2011). En general, cuando las crías solicitan cuidado manifiestan determinadas conductas como el Llanto (Squeal) pero, se ha observado, que no todas las madres responden igual a este tipo de conductas (Rilling y Young, 2014). Por ejemplo, las madres deprimidas, muestran poca activación en la zona del *núcleo accumbens* en respuesta a los Llantos de su propia cría, y por tanto, una reducción de la motivación de cuidado (Rilling y Young, 2014).

En determinados estudios con hembras del género *Macaca* se ha observado que, cuando viven en un grupo social con su familia y otros individuos de diferente edad y sexo, encuentran los nuevos nacimientos como algo muy atractivo y nada aversivo, sintiéndose altamente atraídas por las crías y mostrando signos visibles de excitación en su presencia (Maestriperi, 2011). Estas hembras se aproximan a otras crías, usando expresiones faciales y vocalizaciones para captar su atención y utilizando posteriormente conductas sociales hacia ellas como el Espulgamiento o el Contacto (Maestriperi, 1994a). Pryce (1992), sugirió que esta excitación y esta atracción hacia la cría proporcionan la base motivacional para el vínculo postparto, para su comportamiento materno y para el manejo de la cría en sus primeras semanas de vida; siendo, además, importante, para su conducta maternal en nacimientos futuros (Maestriperi, 2011). En general, aunque en las especies de mamíferos es poco común que las madres sean territoriales y maten otras crías, este aspecto parece desempeñar un papel relativamente pequeño en las estrategias sociales y reproductivas de los primates existentes, con la excepción de los marmosetes comunes y otros primates del Nuevo Mundo (Saltzman y cols., 2008; Digby y Saltzman, 2009). En estudios con hembras del género *Macaca*, se ha propuesto, que el miedo a lo novedoso podría reducir su motivación materna y aumentar la evitación o el comportamiento infanticida (Fleming y Luebke, 1981).

Desde el punto de vista de la eficacia biológica y la productividad se ha demostrado la existencia de determinados estilos conductuales característicos de las madres, denominados *Estilos Maternales* (Hinde, 1958). En 1960 determinados estudios de campo realizados con langures (*Semnopithecus hypoleucos*) y babuinos (género *Papio*) produjeron descripciones específicas, ricas y cualitativas del comportamiento maternal (DeVore, 1963). En las madres, se encontraron diferencias en sus conductas, que fueron atribuidas parcialmente a su experiencia, pero también a las diferencias individuales en el temperamento y personalidad de las mismas (Fairbanks, 1996). Así mismo, se pudo observar como algunas madres fueron consistentemente más *Restringidas* o *Protectoras* con sus crías mientras que otras eran mucho más *Rechazantes* (Rowell et al., 1968; Hinde y Spencer-Booth, 1971; Altmann, 1980). Desde el punto de vista de la eficacia biológica y la productividad se ha demostrado, por tanto, la existencia de determinados Estilos

Conductuales característicos de las madres, denominados *Estilos Maternales* y se ha observado su influencia en el desarrollo de la cría (Hinde, 1983; Johnson y cols., 1995; Clarke y Snipes, 1998; Charpentier y cols., 2007). Estos *Estilos Maternales* se pueden generar en respuesta a circunstancias sociales y ecológicas, pero también se ha comprobado la existencia de diferencias individuales, aunque se cambien las condiciones (Fairbanks, 1996).

Inicialmente, para definir los distintos tipos de *Estilos Maternales* se utilizaron los términos de *madres Protectoras o Restrictivas* y *madres Permisivas* (Rowell y cols., 1968; Hinde y Spencer-Booth, 1971; Struhsaker, 1971; Rosenblum, 1971; Nash, 1978; Altmann, 1980) o *Rechazantes*. Relacionados con estos *Estilos maternales*, Hinde y Spencer-Booth (1971) demostraron que había diferencias en los Inicios de Contacto, Espulgamiento y en los comportamientos de cuidado y que además existía una correlación entre ellos. Así mismo, observaron que la Restricción estaba positivamente correlacionada con el porcentaje de tiempo que la madre y la cría no estaban en Contacto, de tal forma que las *madres Protectoras* manifestaban altas frecuencias de Contacto, de Amamantamiento y Espulgamiento hacia la cría, y las *madres Permisivas* un aumento en las Rupturas de Contacto y Rechazos de Amamantamiento (Hinde y Spencer-Booth; 1971). Así mismo, las madres con altas tasas de retención, Rechazos o Contactos en los dos primeros meses continúan manifestando esto mismo a mayor edad de la cría (Fairbanks, 1996), y se mantiene con todas sus crías (Fairbanks, 1989; Berman, 1990), por tanto sugiere que ambas dimensiones, *Restricción* y *Permisividad* están generalizadas entre las especies y condiciones que se encuentren, siendo consistentes a lo largo del tiempo (En cautividad: *Cercopithecus aethiops*, Fairbanks y Mc Guire, 1987, 1995; *Macaca fuscata*: Schino y cols, 1995; En libertad: *Papio anubis* en libertad, Altmann, 1980; *M. mulatta*, Berman, 1990).

Todos estos estudios confluyeron en la descripción de cuatro tipos de *Estilos Maternales* (Simpson y Howe, 1980; Tanaka, 1989; Schino y cols., 1995; Fairbanks, 1996; Maestriperi, 1998): (1) *madres Controladoras* (muy protectoras y rechazantes): muestran altas tasas de conductas Afiliativas como Contacto, Proximidad y Espulgamiento, con altas tasas de rechazo hacia las crías. (2) *madres Protectoras* (muy protectoras y poco rechazantes): muestran muchas conductas Afiliativas como Juego,

Espulgamiento, Contacto y Proximidad, con bajas tasas de Rechazo hacia las crías. (3) *madres Rechazantes* (muy poco protectoras y muy rechazantes): muestran pocas conductas Afiliativas y altas tasas de Rechazos hacia las crías. (4) *madres Liberales* (muy poco protectoras y poco rechazantes): muestran pocas conductas Afiliativas y bajas tasas de Rechazos hacia las crías (Mastriperieri, 2001; *Macaca silenus*: Rouff, Sussman y Strube, 2005).

En determinados estudios, se ha intentado relacionar el tipo de *Estilo Maternal* con el sexo de las crías, aunque los resultados obtenidos son inconsistentes hasta el momento (Fairbank, 1996). En *M. mulatta* se encontró que las madres primíparas eran más restrictivas que las multíparas hacia sus crías macho (Hooley y Simpson, 1983). Eaton y cols., (1985), pudieron observar en macacos japoneses (*Macaca fuscata*) que las madres eran más restrictivas hacia las crías macho que hacia las hembras durante los primeros cuatro meses de vida, mientras que Schino y cols., (1995), encontraron patrones opuestos de madres más restrictivas hacia las crías hembras que hacia los machos. Estas discrepancias pueden deberse a la existencia de distintos factores que podrían influir como el rango de dominancia de la madre, la edad y su propio comportamiento maternal (Simpson, 1983; Gomendio, 1990; Altmann y Samuels, 1992). Por ello, diversos estudios han relacionado determinadas características de la díada madre-cría (p.e. edad, rango de la madre y sexo de la cría) y del ambiente social (presencia de parientes y riesgo de depredación) con diferencias en los *Estilos Maternales* (Nicolson, 1987).

Como ya se ha mencionado, la ansiedad por separación maternal podría ser una adaptación del cuidado parental, al igual que la ansiedad por separación de las crías es una adaptación de su desarrollo (Maestriperieri, 2011). Esta ansiedad maternal por separación debería ser un fenómeno común de todas las especies animales en las cuales la supervivencia es totalmente dependiente del Contacto y la proximidad entre la madre y la descendencia (Maestriperieri, 2011). De acuerdo al modelo de Pryce (1992), se sugiere que la ansiedad maternal potencia una motivación maternal y una expresión del comportamiento de protección, ya que se ha observado que a la ansiedad maternal siempre le sigue un comportamiento de protección hacia la cría (Maestriperieri, 2011). Por tanto, las madres que exhiben altos niveles de ansiedad tienen también un *Estilo Maternal Protector* (Maestriperieri, 2011).

Hinde y Spencer-Booth (1971) demostraron que en las madres había diferencias en distintas conductas como los Inicios de Contacto, los Espulgamientos y en los comportamientos de cuidado, existiendo además una correlación entre ellos. Así mismo, se ha observado que madres con un *Estilo Maternal Protector* vigilan más a las crías, y se autorrascan más cuando se separan de la cría (*M. mulatta*: Maestriperieri, 1993b). Mientras que la Vigilancia de la cría se ha correlacionado con el miedo, el Autorrascado se ha correlacionado con la incertidumbre (Maestriperieri, 2011). Por otro lado, estudios con macacos japoneses (*Macaca fuscata*) muestran una correlación entre Autorrascado y *Estilo Maternal Protector* (Troisi y cols, 1991). Otros estudios de 10 grupos de madres de *M. mulatta* físicamente abusivas hacia sus crías, no mostraron una relación entre separación y un incremento en el Autorrascado durante las primeras 2-3 semanas de vida de las crías (Maestriperieri, 1998), por tanto, madres abusivas no muestran ansiedad por separación, mientras que *madres Protectoras* si lo manifiestan (Maestriperieri, 2011).

Así mismo, se ha observado que la Restricción estaba positivamente correlacionada con el porcentaje de tiempo que la madre y la cría no estaban en Contacto, de tal forma que las *madres Protectoras* manifestaban altas frecuencias de Contacto, de Amamantamiento y Espulgamiento hacia la cría, y las *madres Permisivas* un aumento en las Rupturas de Contacto y Rechazos de Amamantamiento (Hinde y Spencer-Booth; 1971). Además, las madres con altas tasas de retención, Rechazos o Contactos en los dos primeros meses continúan manifestando esto mismo a mayor edad de la cría (Fairbanks, 1996), y se mantiene con todas sus crías (Fairbanks, 1989; Berman, 1990), por tanto, esto sugiere que ambas dimensiones, *Restricción y Permisividad*, están generalizadas entre las especies y condiciones que se encuentren siendo consistentes a lo largo del tiempo (En cautividad: *Cercopithecus aethiops*, Fairbanks y Mc Guire, 1987, 1995; macacos, Schino y cols, 1995; En libertad: *Papio anubis*, Altmann, 1980; *M. mulatta*, Berman, 1990).

En general, se ha descrito, que el comportamiento materno durante la primera semana de vida afecta el comportamiento futuro de la descendencia (Ragan y cols., 2012) y por tanto a su independencia. Así mismo, la variabilidad en la conducta materna también puede tener diferentes roles funcionales dentro de la familia (Ragan y cols., 2012). Por ejemplo, en los casos de extrema negligencia materna, (al igual que en los experimentos de crías de macacos rhesus -*M. mulatta*- aisladas socialmente), se ha observado que, las crías tienen insensibilización del eje hipotálamo-hipófisis-suprarrenal y deterioros cognitivos y sociales (Harlow y cols., 1965; Harlow y Suomi, 1971). Una de las variables más importantes estudiadas para explicar la relación madre-cría y la independencia de la misma es la Lactancia, ya que se ha considerado como la actividad más costosa de la reproducción (Martin, 1984). La Lactancia irá disminuyendo a medida que la cría se va haciendo más independiente, ya que poco a poco ésta, irá cambiando a una ingesta de comida sólida y esto conllevará entre otras cosas a la exploración del medio de forma individual por parte de la misma (Martin, 1984; Lee, 1996). Además, el proceso de destete debería ir acompañado de un aumento de los rechazos de Contacto ventral de la madre hacia las crías, promoviendo de esta forma la independencia de los descendientes (Worlein y cols., 1988). Así mismo, se ha observado que, durante las primeras semanas después del parto, hay una iniciativa alta por parte de la madre de establecer Contactos de la cría con el pezón, pero esto irá disminuyendo rápidamente (*M. mulatta*: Hinde y Spencer-Booth, 1967; 1971). Por tanto, ella comenzará a rechazar a la cría y como consecuencia la cría irá disminuyendo poco a poco la proximidad hacia el pezón, rechazando cada vez con más frecuencia las proximidades de la cría hasta que al final todos los avances de la cría hacia el pezón son rechazados (Hinde y Spencer-Booth, 1967; 1971). En otros estudios, se han utilizado otras conductas como el Contacto, el mantenimiento del mismo y la proximidad para explicar la independencia de la cría (Hinde, 1969; Hinde y Spencer-Booth, 1967; Hinde y Atkinson, 1970). En ellos, se pudo observar, que el desarrollo de esta independencia es sinónimo de disminución de Contacto de la cría con la madre, observando además que a medida que disminuía el Contacto aumentaba la Proximidad (Harlow y Suomi, 1971). Igualmente, se pudo constatar que las variaciones de Contactos dependían de la tasa de crecimiento y de la maduración de las crías, así como también de la existencia de ayudantes en el grupo (Smuts y cols., 1987). Así mismo, se han encontrado fuertes correlaciones entre las

tasas de rechazos maternos y la reducción de los intentos de Contacto por parte de la cría hacia la madre (*Macaca mulatta*, Hinde y Spencer-Booth, 1967).

Por otro lado, se ha determinado la importancia de otras conductas maternas, como la Inspección ano-genital, el lamido y el Espulgamiento, para el cuidado de la cría y la relación con su comportamiento futuro (Rilling y Young, 2014). Ya que las crías hembras, cuidadas por madres que les Lamen, Inspeccionan y Espulgan poco, muestran poca preparación futura cuando se convierten en madres, independientemente del Estilo Materno de sus madres biológicas (Rilling y Young, 2014). Así mismo, las crías macho que recibieron más lamidos e hicieron más Contacto peri-oral durante los días 1-8 post-natal, en su edad adulta tuvieron latencias más largas en la aproximación a nuevos objetos que los hermanos que recibieron menos lamidos e hicieron menos Contacto peri-orales. (Rilling y Young, 2014). Además, las crías pueden diferenciarse en el temperamento y susceptibilidad a la depresión, y el cuidado parental puede influir para que se generen estas diferencias (Stocker, Dunn y Plomin, 1989; Eley y cols., 2004; Shanahan, McHale, Crouter y Osgood, 2007). Por tanto, las interacciones entre las crías y la madre varían entre los hermanos y esto se correlaciona con la existencia de una variabilidad en el comportamiento del miedo de las crías relacionado con la exploración cuando son adultos (Ratas: *Mus musculus*; Ragan y cols., 2012). La variación en el comportamiento de las crías y la conducta cuando ya son adultos indican que las dinámicas sociales tempranas dentro de las familias son un área importante para examinar y comprender la variabilidad del desarrollo entre hermanos (Ragan y cols., 2012). Así mismo, no se ha encontrado relación entre el Espulgamiento y la Inspección a las crías con su respuesta al estrés en estadios posteriores del desarrollo (Birnie y cols., 2013). Por otro lado, se ha podido observar que en un medio ambiente inestable la madre invierte menos tiempo en realizar Espulgamientos e Inspecciones a las crías, pasando con ellas más tiempo en Contacto (Birnie y cols., 2013). Si adoptan una sensibilidad más aguda frente a factores ambientales estresantes, podrían estar más preparados, promovería la Vigilancia e incrementaría la supervivencia (Matthews, 2002).

Por otro lado, se ha observado, que otros comportamientos como el Transporte, tienen menos influencia sobre la conducta futura de las crías, ya que no se ha observado una relación entre el tiempo que la cría es transportada por los progenitores u otros miembros del grupo y el estrés de la cría (Birnie y cols., 2013). Sin embargo, las crías que recibieron más rechazos de Transporte durante los 60 primeros días de vida mostraron mayores concentraciones de cortisol en orina en determinados estados de desarrollo: prepubertad (6 meses), peripubertal (12 meses) y etapa juvenil (18 meses) (Birnie y cols., 2013), esto mostraría un mayor estrés por parte de la cría. Por tanto, en general, las diferencias en el cuidado maternal pueden alterar los estilos de respuesta al estrés durante toda la vida de los descendientes (Birnie y cols., 2013).

Todos estos estudios, podrían demostrar que el *Estilo Maternal* y el medio social en el que se desarrolla una cría constituiría una fuente importante de estímulos capaz de facilitar, retardar o acelerar su desarrollo de tipo social y cognitivo (Hinde, 1972; Pereira y Altmann, 1985), lo que tendría consecuencias a largo plazo a nivel de la competencia social que puede alcanzar en la edad adulta (Hinde, 1972; Pereira y Altmann, 1985). Por consiguiente, el *Estilo Maternal* puede influir en el comportamiento de las crías y además puede afectar en su proceso de independencia. Por ejemplo, se ha podido observar que, la ansiedad maternal y un *Estilo Maternal Abusivo* están correlacionados con crías lentas o de carácter más tímido o retardado, por tanto, con independencias más tardías (Maestripieri, 2011). Por tanto, crías de *madres Rechazantes* desarrollarán una independencia más temprana y serán más exploradoras e ingeniosas que los descendientes de *madres Protectoras* (Sackett y Ruppenthal, 1973; Hinde, 1974; Nash y Wheeler, 1982; Simpson y Datta, 1990), invirtiendo más tiempo en explorar el ambiente e interactuar con otros individuos del grupo (Hinde, 1974; Simpson y Simpson, 1986). Igualmente, estudios de Voochteloo y cols (1993) demostraron que cuando una madre era más *Restrictiva* el desarrollo de las crías era más lento, exploraban menos, y tardaban más tiempo en separarse de su madre, mostrándose por tanto más cautas y miedosas frente a situaciones nuevas o variables. Además, cuando estaban en Contacto con sus madres empleaban menos tiempo en jugar y en explorar, y por tanto forrajeaban menos (Fairbanks, 1996). Por otro lado, Fairbanks (1996) también pudo observar que las

crías cuyas madres eran más *protectoras*, aunque tenían un desarrollo más lento, en situaciones de estrés eran mucho más seguras.

Se ha intentado relacionar la interacción temprana de la madre y la cría, con el Estilo Conductual posterior de la descendencia y su fisiología (humanos: Harlow y cols., 1965; Rubin, Chea y Fox., 2001; Hane y cols., 2008; Roedores: Stanton y Levine, 1990; Moore y Power, 1992; Plotsky y Meaney, 1993; Caldji y cols., 2000). Basándose en estas variaciones comportamentales posteriores que manifiestan las crías se procedió a su clasificación en dos Estilos Conductuales: (1) Crías "Altamente Reactivas" o (2) Crías "Normalmente Reactivas" (Suomi, 1997). Las crías de macacos denominadas como "Altamente Reactivas" se caracterizan por exhibir menos comportamientos exploratorios que otros individuos de la misma edad (Suomi, 1997). Estos individuos tienden a ser tímidos y retraídos en sus encuentros con otros individuos del grupo (Suomi, 1997). Además, cuando las perturbaciones en el ambiente son extremas y/o prolongadas, las diferencias comportamentales entre los individuos "Altamente Reactivos" y otras crías y juveniles que no lo son, a menudo llegan a ser excesivos (Suomi, 1997).

Así mismo, existen evidencias de que los Estilos Conductuales de las crías y sus rasgos fisiológicos son altamente heredables (Suomi, 1996) existiendo, además, factores genéticos que pueden influir en su carácter. Suomi (1997), realizó observaciones de crías de *M. rhesus* utilizando la misma clasificación anterior ("Altamente Reactivas" y "Normalmente Reactivas"), pero en este caso se centraron en su pedigrí genético. Éstas crías fueron cuidadas los 4 primeros meses de vida por unas madres adoptivas, y se pudo observar que las crías clasificadas como "Normalmente Reactivas" exhibían patrones normales de desarrollo, a diferencia de las "Altamente Reactivas" las cuales exhibían déficits en los patrones tempranos de exploración y tenían actitudes exageradas a bajas perturbaciones ambientales, mostrando disminución en los niveles de Contacto ventral temprano, locomoción y exploración de su ambiente (Suomi, 1997). Así mismo, crías de progenitores "Altamente Reactivos" también eran "Altamente Reactivas" y crías descendientes de progenitores "Normalmente Reactivos" también eran "Normalmente Reactivas". Además, se observaron menores alteraciones del comportamiento durante

el destete no sólo en los recién nacidos "Altamente Reactivos" sino también en los "Normalmente Reactivos" criados por cualquier tipo de madre adoptiva (Suomi 1991). Aunque se ha querido generalizar, se han encontrado diferencias intersexuales en las crías, ya que los machos generalmente se comportaban como "Normalmente Reactivos" o "Altamente Reactivos" dependiendo del comportamiento de sus progenitores biológicos, es decir, dependen de su pedigrí genético (Hinde, 1983). En cuanto a las hembras, el tipo de *Estilo Maternal* que mostraban era coincidente con el de la madre adoptiva independientemente del *Estilo Maternal* de su madre biológica, es decir, madres adoptivas excitables tenían hijas excitables, pero los hijos no lo eran (Hinde, 1983). Lo mismo ocurría con las madres más sensibles o confidentes, cuya descendencia de hembras también lo era, pero la de machos no lo eran o lo eran en menor proporción (Hinde, 1983). Así pues, en el caso de las crías hembras, el *Estilo Maternal* aprendido de su madre adoptiva puede ser transmitido a la siguiente generación sin ser un tipo de heredabilidad genética (Suomi 1991). Por tanto, las investigaciones con primates indican que el comportamiento y los procesos fisiológicos tienen patrones altamente heredables genéticamente pero que pueden ser substancialmente modificados por sus experiencias tempranas (Suomi, 1997), sobre todo, en el caso de las hembras. Así mismo, las consecuencias de las experiencias tempranas puede que no sean uniformes a lo largo de las generaciones (Suomi, 1997).

Se ha podido observar que individuos jóvenes de *M. mulatta* experimentan anualmente experiencias repetitivas de separación maternal cuando sus madres dejan el grupo durante horas o días, 2-3 meses al año, para aparearse con otros machos (Suomi, 1997). En el caso de juveniles "Normalmente Reactivos" inicialmente reaccionan con comportamientos de agitación, pero se adaptan pronto interaccionando con otros individuos del grupo mientras sus madres están fuera (Berman y cols.,1994). Por otro lado, los individuos "Altamente Reactivos" a menudo muestran comportamientos depresivos, letárgicos y son más retraídos socialmente (Berman y cols.,1994). Además, suelen tener dificultades para dormir y alimentarse y adquieren durante horas una característica posición fetal (Suomi, 1991). Así mismo, en libertad se ha podido demostrar que los individuos "Altamente Reactivos" emigran a otros grupos mucho más tarde, existiendo además diferencias intersexuales comportamentales. Por ejemplo, los

machos "Altamente Reactivos" utilizan estrategias más conservativas para entrar en el nuevo grupo, que los "Normalmente Reactivos" (Suomi, 1995;1997). Los machos juveniles "Altamente Reactivos" son mucho más impulsivos observándose muchas más actividades de juego, con episodios de Agresión con otros miembros del grupo de la misma edad (Suomi, 1995, 1997). Además, estos, son más propensos a realizar saltos más peligrosos, a veces con resultados desastrosos, (Suomi, 1997) y tienden a ser expulsados del grupo natal antes de la pubertad, mostrando como consecuencia una mayor incompetencia social con tendencias más agresivas (Suomi y Ripp, 1983). Muchos de ellos, llegarán a ser solitarios y normalmente perecen a los pocos años de vida, por tanto, su supervivencia es menor (Higley y cols.,1996). Por otro lado, las hembras "Altamente reactivas" es raro que permanezcan en sus grupos natales, pero si se quedan normalmente pertenecen a rangos bajos de dominancia jerárquica (Suomi, 1997). Así mismo, estas hembras tienden a mostrar un mayor riesgo de cuidado aberrante maternal en su primer embarazo que otras madres primíparas (Suomi, 1983).

En resumen, los machos más impulsivos o "Altamente Reactivos" tienden a exhibir trayectorias y comportamientos aberrantes que pueden resultar en una muerte prematura (Suomi, 1997). Y en el caso de las hembras impulsivas o "Altamente Reactivas" en general, pertenecerán a una escala jerárquica baja siendo a menudo madres ineptas e incompetentes (Suomi, 1997).

3.2 Cuidado de la cría y Estilos Paternales

Tal y como se ha descrito en el apartado anterior, los estudios del cuidado parental en mamíferos y sus efectos han sido principalmente analizado en las madres, mientras que el papel de los padres ha recibido una atención más limitada (Braun y Champagne, 2014). Se ha observado, que el cuidado maternal es típico y único en unas 300 especies de primates no humanos, aunque existen excepciones en algunas especies (Maestriperi, 2011) como en los calitrícidos (Snowdon y Suomi, 1982). En estos primates, se ha observado, que el padre también participa en el cuidado de la cría, realizando determinadas actividades como el Transporte de la misma (Maestriperi, 2011). Además de en primates, estudios experimentales en algunos roedores han demostrado que los niveles de cuidado por parte del padre pueden ser similares a los de la madre (*Microtus ochrogaster*: Bamshad y cols., 1994). Se ha propuesto, por tanto, que este enfoque de crianza de los padres a los descendientes podría también contribuir al desarrollo social y a la regulación de las emociones de la cría, sobre todo, a la capacidad de adaptarse en el medio social (Becker y cols., 2007; Gos y cols., 2008). Así mismo, en algunas especies de roedores (por ejemplo: *Microtus ochrogaster* y *Lasiopodomys mandarinus*) se ha observado que, en general, el cuidado biparental aumenta la supervivencia de las crías y estos beneficios están más correlacionados con el cuidado paternal, existiendo cada vez más pruebas de los efectos neuroconductuales de los padres sobre los descendientes (Cantoni y Brown, 1997; Vieira y Brown, 2003).

Aunque las dimensiones maternas y paternas de cuidado de las crías pueden ser diferentes, para alcanzar una comprensión más completa del mecanismo y el impacto de la conducta paterna, es importante, establecer cómo estas dimensiones actúan de forma sinérgica en la creación de un sistema de crianza, que aumenta el desarrollo de la descendencia (Braun y Champagne, 2014). En marmosetes, se ha observado que, los padres están en estrecho Contacto sensorial con sus crías desde los primeros días de nacimiento y son hormonalmente muy sensibles a las mismas (Prudom y cols., 2008). Por ejemplo, Dixson y George (1982), encontraron un aumento de los niveles de prolactina en sangre en padres que transportaban a las crías (visto también en Mota y Sousa, 2000). Así mismo, en otros miembros de la familia Callitrichidae, se ha observado

una disminución en los niveles de testosterona, durante las dos primeras semanas de vida de la cría, mientras la está transportando (*Callithrix kuhlii*: Nunes y cols., 2000). Además, a medida que aumentaba la experiencia de los padres, disminuía la concentración de testosterona urinaria (Prudom y cols., 2008). Prudom y cols., (2008), demostraron que, los padres experimentados de marmosetes gastan un tiempo considerable en contactar olfativamente con sus crías desde el nacimiento hasta su destete (semana 6 u 8), proporcionando una amplia oportunidad para reforzar el comportamiento paterno positivo en respuesta a las señales de las crías (Prudom y cols., 2008). Por tanto, aunque el cuidado paternal haya sido menos estudiado en mamíferos, cabe destacar que realmente existe (Alter y cols., 2009).

Sin embargo, en la mayoría de los casos, en general, el cuidado paternal se atribuye a un interés de apareamiento más que a un cuidado parental como tal (Van Schaik y Paul, 1996). Esto es común en grupos multimacho, donde las hembras se aparean con varios machos, y éstos se dispersan en varias ocasiones entre otros grupos sociales (Charpentier y cols., 2007). Por tanto, se podría decir, que las hembras se centrarían más en mantener una calidad reproductiva (esfuerzo parental), mientras que los machos más comúnmente se centrarían en la cantidad de descendientes (esfuerzo de apareamiento) (Trivers, 1972). Consecuentemente, los machos competirán más intensamente por aparearse que las hembras (Emlen y Oring, 1977). Además, en estos grupos tipo multimacho existen dificultades de discriminación padre-hijo y esto parece que podría reducir la probabilidad de que los machos puedan cuidar a sus propios descendientes (Charpentier y cols., 2007). De hecho, una buena parte de la atención por parte de los machos, parece estar dirigida hacia los jóvenes que los machos no han engendrado (Snowdon y Suomi, 1982). Por ejemplo, en especies poliándricas cooperativas de primates como los tamarines, tanto los machos subordinados como el dominante, cuidan a las crías, aunque hayan sido engendradas por el individuo dominante (Baker y cols, 1993).

Por otro lado, el cuidado por parte de los machos, también ha sido explicado como un medio para amortiguar las relaciones sociales entre machos (Charpentier y cols., 2007). Por ejemplo, se ha podido observar que en *Macaca sylvanus* los machos adultos muestran asociaciones para cuidar a la misma cría (Taub, 1980). Una forma de cuidado

paternal documentada durante los primeros años de vida es mediante intervenciones en disputas agonísticas o mediante protección de los neonatos frente a los infanticidios (Buchan y cols, 2003). Si la protección persiste durante todo el período juvenil, esto podría crear un entorno social estable para el desarrollo de la descendencia, para poder reducir el estrés asociado con los conflictos agonísticos, proporcionando así un vínculo estable entre los propios individuos (Silk y cols, 2003). En el caso de estudios con *M. mulatta* se observó que los padres podrían ayudar a la descendencia a conseguir una mayor cantidad de comida y de mayor calidad (Hill, 1986), de esta forma, el cuidado paternal podría ser beneficioso si las crías forrajea cerca de sus padres, ya que de este modo podrían protegerlas de interrupciones durante la búsqueda de alimento, ayudándolas además al acceso de alimentos de mejor calidad (Pereira, 1988). En estudios con humanos, se ha observado que, aunque es típico que la madre sea el cuidador principal, hay una evidente influencia de los padres sobre el desarrollo infantil (Braun y Champagne, 2014). Por tanto, la ausencia de la figura paterna expone a los niños a una serie de riesgos para el desarrollo y como resultado un menor ajuste psicológico y un mayor riesgo psicopatológico cuando sea adulto (Amato, 1994; Grossman y cols., 2002). Además, cabe destacar que, la privación del cuidado paternal genera altas tasas de desórdenes conductuales como delincuencia, abuso y violencia en la adolescencia (Ember y Ember, 1994), además de ciertos problemas psicológicos como hiperactividad y elevada sensibilidad ante factores estresantes (Phares y Compas 1992; Flinn y England, 1997). Así mismo, en estudios en cautividad con ratones (*Mus musculus*), se ha observado que el estrés en los machos puede alterar el comportamiento de las crías y los juveniles (Saavedra-Rodriguez y Feig, 2013).

En estudios enfocados hacia la calidad del cuidado parental, se ha observado que, exceptuando la Lactancia, los padres muestran el mismo repertorio conductual hacia las crías que las madres (Braun y Champagne, 2014). Sin embargo, podría haber conductas predominantes en los padres, por ejemplo, en humanos en comparación con las madres, los padres parecen participar más en actividades físicas difíciles e impredecibles y juegos excitantes (Wilson y Prior, 2011). Este estilo único paterno contribuye a la seguridad del apego infantil y también puede ser importante para ayudar al niño a desarrollar mecanismos de control emocional apropiados reduciendo el comportamiento agresivo

(Wilson y Prior, 2011). En animales no humanos, el padre se involucra en el Juego y la socialización, incluyendo Inspecciones ano-genitales, Espulgamientos y Marcajes, que contribuyen al desarrollo y a la integración social de la cría (Braun y Champagne, 2014). Así mismo, se ha observado que, la atención dirigida de un padre hacia sus crías puede ser elevada cuando éstas están expuestas a factores estresantes (Bredy y cols., 2007; Becker y cols., 2007; Lambert y cols., 2013).

Se ha establecido una hipótesis en la cual se describe que la inversión por parte de la madre se reduce o mejora dependiendo de la calidad biológica de su pareja (Burley, 1988; Gowaty y cols., 2007). Así mismo, aunque la mayoría de los estudios evalúan el cuidado paternal y maternal de forma aislada, existen evidencias de que los padres y madres en equipo podrían mostrar estilos de crianza complementarios (Ziegler, 2000; Kentner y cols., 2010; Feldman, 2012). Por ejemplo, cuando la madre cuida directamente a las crías, el macho participa de otra forma en el cuidado indirecto, como la protección y defensa frente a intrusos (Braun y Champagne, 2014). En *Microtus socialis guentheri*, se ha observado que los machos fuerzan a las hembras a permanecer en la madriguera para que atiendan de forma directa a las crías (Libhaber y Eilam, 2002). Determinados estudios, constatan que la presencia de los padres estimula el Contacto entre las crías y ambos progenitores, aumentando el desarrollo físico y comportamental (ej: apertura más temprana de los ojos; subfamilia *Dipodinos*; Piovanotti y Vieira, 2004). En ratones de campo (*Apodemus sylvaticus*) la ausencia del padre reduce la presencia maternal en el nido o madriguera, acelerándose, por tanto, el destete de las crías y adelantando, así, el consumo de comida sólida y la salida del nido (Wang y cols., 1998). Así mismo, al igual que en el cuidado maternal, la presencia o ausencia de cuidado paternal puede generar efectos en el desarrollo neuronal de las crías (Braun y Champagne, 2014). Además, podría tener consecuencias en la homeostasis de la plasticidad sináptica, por tanto, consecuencias de tipo neuroquímicas, fisiológicas y cambios estructurales en las neuronas y su sinapsis, además de inhibición del Sistema nervioso central (SNC) (Braun y Champagne, 2014).

También, se ha observado que la privación del cuidado paternal afecta al desarrollo del sistema catecolaminérgico del eje hipotalámico-hipofisario-adrenal (HPA) y al hipotálamo, sistemas que regulan el comportamiento reproductivo y social (Braun y Champagne, 2014). Todos los cambios neuroendocrinos debidos a la privación paternal y sus consecuentes comportamientos de ansiedad e inestabilidad social se podrían transmitir fenotípicamente en sucesivas generaciones, indicando una herencia de tipo transgeneracional (Braun y Champagne, 2014). Así mismo, en humanos, una alteración en la nutrición materna puede conllevar a riesgos de enfermedades en sus hijos/as (Susser y cols., 1998) y alteraciones de tipo epigenéticas (Heijmans y cols., 2008). Además, alteraciones nutricionales paternas pueden afectar también a la funcionalidad del metabolismo de las crías (Braun y Champagne, 2014), observándose una mayor probabilidad de enfermedades cardiovasculares, diabetes y mayor mortalidad (Pembrey y cols., 2006; Kaati y cols., 2007).

3.3 Crianza cooperativa y Estilos Parentales

El *sistema de crianza cooperativa* es aquel en la que tanto los progenitores como el resto de los individuos del grupo colaboran en el cuidado de las crías. Este tipo de cuidado se puede observar en aves (8-17%), mamíferos que no son primates y primates no humanos (3%) (Heinsohn y Double 2004). Por tanto, en las especies que tienen crianza cooperativa las crías reciben información socio-ambiental de múltiples miembros del grupo que mayoritariamente son los que están involucrados en su crianza (Birnie y cols., 2013). Como todos los individuos del grupo colaboran en el cuidado de la cría, es muy importante la composición que tiene el grupo, y las relaciones establecidas entre los individuos (Birnie y cols., 2013). Por ejemplo, las agresiones intragrupales pueden generar el aislamiento o la expulsión de ciertos individuos del grupo (*S.oedipus*: Snowdon y Pickard, 1999). Por tanto, si las crías nacen en un grupo inestable, experimentarán más rechazos de los cuidadores más estresados, los cuales serán más propensos a conductas agresivas hacia las crías (Birnie y cols., 2013).

Los calitricidos se caracterizan por presentar un *sistema de crianza cooperativa*, en la que tanto los progenitores como el resto de los individuos del grupo colaboran en actividades como el Transporte y la compartición de alimento con las crías (Snowdon, 1996). Además, realizan conductas de defensa, Vigilancia y de protección termorreguladora de todo el grupo (Snowdon, 1996). Los altos costos del cuidado de las crías asociados al nacimiento de gemelos, el elevado ratio entre el peso de las crías al nacer y las madres, y el frecuente solapamiento de la Lactancia y un nuevo evento de gestación, se han propuesto como las claves fundamentales para la evolución del cuidado cooperativo de las crías (Tardif y cols., 1993, 2002). Por tanto, en calitricidos debido a este *sistema de crianza cooperativa* no sólo será importante el vínculo que puede existir entre la madre y la cría, sino que también será importante el vínculo existente entre todos los miembros del grupo y la propia cría, y principalmente la relación existente con el padre ya que previamente se la ha descrito como el principal transportador sobre todo en grupos pequeños (Emlen, 1991; *S. oedipus*: Washabaugh, Snowdon y Ziegler, 2002; *C. jacchus*: Yamamoto, Albuquerque, Lopes y Ferreira, 2008).

Así mismo, se ha descrito que la participación de los cooperantes en las distintas actividades de la crianza sigue unos patrones generales, influyendo factores como el sexo y la edad (Goldizen, 1987). Muchos estudios de cuidado parental en calitricidos han analizado el comportamiento de Transporte por cada miembro del grupo (Saito, 2015), observándose que, individuos del grupo que no son la madre usualmente están predispuestos a transportar a las crías (Schradin y Anzenberger, 2003; Zahed y cols., 2008). Además, el cuidado de la descendencia, en general se ve influido por la edad de las crías y la presencia o ausencia de recursos alopARENTALES como, por ejemplo, la presencia de hermanos mayores (Saito, 2015). En este sentido, se ha observado que, dentro de la unidad Familiar Social Natal, puede haber una competencia entre los hermanos mayores para transportar a las crías (Yamamoto y Box, 1997).

En general, en el caso del Transporte de las crías en tamarines, los machos suelen transportar más que las hembras (*S. oedipus*: Savage y cols., 1996; *Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1987), y en marmosetes las madres transportan tanto o más que los propios cooperantes (*C. jacchus*: Yamamoto y Box, 1997), aunque esto puede variar dependiendo del periodo de nacimiento, ya que se ha descrito que las madres son las que más transportan durante el periodo de Lactancia y los padres y otros miembros del grupo lo hacen el resto del tiempo (Tardif, 1997). También se ha observado que, la participación de los cooperantes en el Transporte depende del tamaño del grupo, ya que a medida que aumenta el tamaño, cada miembro del grupo gasta menos tiempo en transportar a las crías (Yamamoto y Box, 1997), observándose así, que la presencia de hermanos mayores reduce la participación de los padres más que el de las madres (Rother y cols., 1993; Ximenes y Sousa, 1996). Así mismo, el Transporte de las crías también se ve influenciado por la composición del grupo (Tardif y cols., 1993) y la edad de los cooperantes, siendo los de mayor edad los que más participan en el Transporte (*C. jacchus*: Tardif y cols., 1986; Yamamoto y Box, 1997). Por otro lado, los individuos no emparentados parecen implicarse menos en el Transporte (*S. oedipus*: Price, 1991), aunque también se han observado diferencias intersexuales, ya que se ha encontrado que los machos están menos involucrados que las hembras (*S. oedipus*: Feistner y Price, 1990). La experiencia también juega un papel importante en el Transporte,

observándose que los individuos más experimentados suelen transportar más que los menos experimentados (Cleveland y Snowdon, 1984).

Ingram (1977) realizó el primer estudio de *C. jacchus*, abordando, de manera detallada la relación progenitor-cría, tanto de madres como de padres, detallando los periodos en los que surge el conflicto entre progenitores y crías en esta especie. En el caso de *C. jacchus* se ha descrito al padre como el principal transportador (Box, 1977; Ingram, 1977; Rothe y cols., 1993; Santos y cols., 1997), de hecho, se ha observado que el padre puede transportar a las crías inmediatamente después del nacimiento. Aun así, en varios estudios se ha podido observar que el Transporte por parte de los progenitores varía considerablemente entre los grupos (Box, 1977; Ingram, 1977; Tardif y cols., 1986; Stevenson y Rylands, 1988). Así mismo, en el caso de los ayudantes es más importante, su edad de experiencia en la crianza, que el número de estos en el grupo (Ingram, 1977; Eppele, 1978; Hoage, 1982; Cleveland y Snowdon, 1984). Se ha descrito, que en los grupos de 8-10 individuos (crías no incluidas), el número ideal de adultos para que los progenitores estén más aliviados en el Transporte es de 2 a 4 (Rylands, 1986). Así mismo, en estudios posteriores se ha podido observar, que la presencia de 2 a 4 individuos adultos no reproductores no induce a una disminución del Transporte por parte de los progenitores (Rothe y cols., 1992). Esto, se podría explicar en el caso de las hembras, por el cuidado obligatorio que tienen que dedicar a las crías durante un determinado periodo (Tardiff y cols., 1990). Este patrón de conducta "obligado" por parte de las hembras, podría contribuir a que los adultos puedan realizar otro tipo de actividades, como la Vigilancia y defensa frente a depredadores (Koenig y Rothe, 1991; Caine, 1993).

Por otro lado, en determinados estudios se ha podido observar que las hembras son las que más ven afectados sus patrones de crianza cuando hay ayudantes adultos, sobretudo en la segunda y tercera semana de vida de las crías (Rothe y cols., 1992). Rothe y cols (1992) describieron a las hembras como las principales transportadoras en las primeras semanas de vida de las crías, concordando estos resultados con los ya descritos previamente en estudios de Box (1977), Ingram (1977) y Locke- Haydon y Chalmers (1983). Sin embargo, Tardiff y cols (1986) no encontraron diferencias en el porcentaje de tiempo de Transporte de las crías que las madres dedicaban entre las

semanas 1-8. El alto porcentaje de tiempo que las hembras transportaban a las crías durante las primeras semanas podría explicarse por su pronunciada protección hacia las mismas debida a su alto riesgo de mortalidad perinatal y al frecuente y largo periodo de Lactancia (Rothe y cols., 1992). En general, esta variación encontrada en la participación del cuidado de las crías por parte de los miembros del grupo se ha explicado por una división de labores en el Transporte de las mismas y por reacciones frente a determinados factores extrínsecos (Koenig y Rothe, 1991). Así mismo, como ya se ha mencionado, estas variaciones encontradas en la cantidad de tiempo que las crías están siendo transportadas por los distintos individuos del grupo, parece depender de las conductas de los transportadores (Locke-Haydon y Chalmers, 1983), encontrándose diferencias conductuales interindividuales en la participación del cuidado de las crías y principalmente en el Transporte de las mismas (Tardif, y cols., 1992). Así mismo, el periodo crítico de finalización del Transporte de las crías parece encontrarse entre las semanas 5 y 10, y especialmente entre la 5ª y 6ª semana, siendo éste el periodo en el que se rechaza más a las crías (Yamamoto, 1993). Además, se vio que las madres rechazaban más que los padres en este periodo, aunque más tarde, se pudo observar que la tasa de rechazos de las madres era menor que la de los padres a partir de la 6ª semana (Locke-Haydon y Chalmers; 1983).

Igual que en otros primates el marmosete común tiene un periodo de infancia largo (Koenig y Rothe, 1991). En el periodo de independencia de las crías, se han distinguido cuatro etapas basándose fundamentalmente en el tiempo que son transportadas, desde el nacimiento hasta la independencia locomotora: 1) la primera semana de vida de las crías, en la que son transportadas el 100% del tiempo y se alimentan exclusivamente de leche; 2) el periodo entre las semanas 2 y 4, en las cuales las crías pasan aproximadamente el 96% del tiempo siendo transportadas; en este periodo comienzan la exploración del entorno a través del juego solitario; 3) el periodo entre las semanas 5 y 10 cuando comienza la independencia, con el destete teniendo lugar alrededor de las semanas 8-10. Las crías comienzan a ingerir alimento sólido a partir de las semanas 5-6 y el tiempo que las crías son transportadas en este periodo se reduce a un 29,5%; 4) el periodo entre las semanas 10 y 12, cuando las crías ya no son transportadas, y no

maman, aunque pasan una considerable parte del tiempo cerca o en Contacto con los adultos (Yamamoto,1993).

Aunque existan generalidades en la cantidad de tiempo que los progenitores transportan a las crías, se ha observado, que existen variaciones y estas, parecen depender de las conductas de los propios transportadores (Locke-Haydon y Chalmers, 1983). Así mismo, algunos estudios han encontrado una gran variedad en el Transporte de los progenitores entre los diferentes grupos estudiados (Box, 1977; Ingram, 1977; Rothe y cols., 1993), observándose diferencias conductuales interindividuales en la participación del cuidado de las crías y principalmente en el Transporte de las mismas (Tardif, y cols., 1992). Por tanto, en la *crianza cooperativa* y sobre todo en actividades como el Transporte de las crías se han observado diferencias conductuales entre los individuos, las cuales, han sido interpretadas como el resultado de una división del trabajo dentro del grupo debido a los costos energéticos que les supone este tipo de conductas (*C. jacchus*: Box, 1977; Koenig & Rothe, 1991). Es importante destacar que, sin contar con la Lactancia, el Transporte sería la actividad más costosa desde el punto de vista energético (*S. oedipus*: Sánchez, 1997; Sánchez y cols., 1999; Achenbach y, Snowdon, 2002), por tanto, la división del Transporte entre miembros del grupo compensaría los altos costos que supone para la madre sacar adelante unas crías tan pesadas (Savage y cols., 1996; Garber y Leigh, 1997), aumentando así su éxito reproductivo (Price, 1991). Sin embargo, estas explicaciones no llegan a justificar la gran variedad de diferencias interindividuales encontradas en los patrones de cuidado parental de marmosetes y tamarines (Tardif, 1994). Así mismo, en otro estudio con *C. jachuss* se ha observado una relación entre el Transporte y el comportamiento exploratorio futuro de las crías, ya que aquellas crías que son más transportadas durante el primer mes, tardan más tiempo en realizar alguna conducta exploratoria frente estímulos nuevos, además de mostrar una menor cantidad de exploración visual (head-cocking), definiéndolas por tanto como crías menos exploradoras (Aguilera, 2014).

Además, en un intento por definir los índices de comportamiento de los padres, además de analizar el Transporte de las crías, Pryce y cols., (1993) diseñaron un experimento para examinar la motivación de la madre, y utilizaron la denominada *prueba "infantil de recuperación"* para evaluar la motivación parental de cada marmosete (Robert y cols.,

2001a, b; Saito y cols, 2011; Saltzman y Abbott, 2005; Zahed y cols., 2008; Ziegler y cols., 2009). Para ello, analizaron otras conductas, como la Inspección anogenital y el lamido de las crías (Kaplan y Rogers., 1999). La Inspección en marmosetes no sólo es una conducta propia del cuidado parental sino, que tiene un rol muy importante en el comportamiento de apareamiento en adultos (Stevenson y Poole, 1976), y los olores de las glándulas circungenitales son usados para el marcaje del territorio (Rylands, 1990; Eppele y cols, 1993) y la posición social jerárquica (Eppele y cols.,1986). Se ha observado que, en general, la estimulación ano-genital maternal de las crías disminuye el miedo a estímulos novedosos y medioambientales (Kaplan y Rogers., 1999). Sin embargo, en marmosetes, aunque las crías reciben lamidos e inspecciones ano-genitales de sus padres y hermanos, poco se conoce de los efectos de esta estimulación en el desarrollo del comportamiento de las crías (Kaplan y Rogers., 1999). Algunos estudios (*Rattus spp*, Caldji y cols., 1998; *Callithrix jacchus*, Kaplan y Rogers, 1999; Clara, Tommasi y Rogers, 2008) defienden que el lamido ano-genital por parte de la madre en primates, roedores y aves contribuye al desarrollo comportamental e influye en las respuestas exploratorias de las crías, reduciendo las respuestas de miedo ante nuevos estímulos, siendo la exploración un comportamiento importante para la futura supervivencia del individuo y su futura jerarquía en el grupo social. En este sentido, en varios estudios, se ha observado que, la cantidad de lamido ano-genital recibido durante las primeras etapas de vida de las crías en *C. jacchus*, estaba positivamente correlacionado con las conductas exploratorias de éstas, es decir, las crías que habían recibido más estimulación ano-genital mostraban de forma significativa un comportamiento más proactivo o más explorador y mayores niveles de exploración visual, en respuesta a nuevos estímulos, con respecto a aquellas crías que recibían menos lamido ano-genital (Kaplan y Rogers, 1999; Kaplan y Rogers, 2006, Clara, Tommasi y Rogers, 2008). Por otro lado, en otro estudio con *C. jachuss*, se observó que aquellas crías que eran más estimuladas mediante el lamido ano-genital por parte de la madre se aproximaban menos al objeto novedoso y realizaban menos conductas exploratorias, luego se trataría de crías menos exploradoras, y, por lo tanto, menos proactivas (Aguilera, 2014). Por tanto, el lamido o Inspección ano-genital en crías de marmosetes podría influir en su vida exploratoria adulta (Kaplan y Rogers., 1999).

Sin embargo, aunque se ha observado que la Inspección ano-genital varía considerablemente de unas crías a otras, si se compara la frecuencia de inspecciones a las crías por parte de las madres y los padres, hay muy poca variación (Kaplan y Rogers., 1999). Aunque era algo mayor en madres, se observó que la frecuencia de Inspección dependía más de la edad de las crías. La frecuencia durante los primeros 15 días de vida, cuando la cría eran totalmente dependiente de la madre y de los cuidados de la familia , era baja y posteriormente se observaba un pico entre los días 16-45, disminuyendo más tarde bruscamente (Kaplan y Rogers, 1999). Estas variaciones podrían tener relación con la función de la Inspección y lamido ano-genital en crías (Kaplan y Rogers., 1999). Por ejemplo, aunque en marmosetes, se ha observado que inmediatamente después del parto las madres lamen la zona ano-genital de las crías durante 5 minutos, y se cree que esta conducta puede estimular a las crías para que posteriormente puedan defecar (Stevenson, 1976), se ha podido observar que las crías que no han recibido esta estimulación ano-genital han desarrollado igualmente sus funciones excretoras sin problema, por tanto, es posible que tenga otro tipo de finalidad (Kaplan y Rogers., 1999).

Además, y de acuerdo con los estudios sobre desarrollo hormonal en crías de marmosete, se han observado cambios en los niveles hormonales (Ej: Estradiol y testosterona) y Marcajes de tipo sexual en individuos que han sido inspeccionados y estimulados anogenitalmente durante los primeros 15 días de vida (Abbott, 1978; Abbott y Hearn, 1978; Kaplan y Rogers., 1999). Y, posteriormente, durante los días 16-45, la Inspección y el lamido anogenital se han relacionado con una baja concentración de estradiol y testosterona (Kaplan y Rogers., 1999).

Por tanto, la Inspección ano-genital, el Transporte o el comportamiento del cuidador podría tener efectos a largo plazo en una serie de comportamientos de las crías e incluso en la edad adulta de las mismas (Kaplan y Rogers., 1999). Esta variación en el comportamiento de las crías y la conducta cuando ya son adultos indican que las dinámicas sociales tempranas dentro de las familias son un área importante (Ragan y cols., 2012). En el caso de los marmosetes, al tener un complejo sistema social con una jerarquía marcada (Kaplan y Rogers., 1999), el miedo y el comportamiento exploratorio

podrían ser variables importantes en el desarrollo de su dominancia (Kaplan y Rogers., 1999).

En resumen, la independencia temprana o tardía de las crías, no sólo estaría relacionada con variables como el Transporte y la Lactancia, sino que, además, lo estaría con variables como el Contacto, el Espulgamiento y la Inspección.



--OBJETIVO E HIPÓTESIS--

4. Objetivo e hipótesis

El vínculo madre-cría se ha descrito como la relación más importante en la vida de un primate (Harlow y Suomi, 1971), encontrándose diferencias en cada una de las especies (Martin, 2000). Así mismo, determinados estudios de campo realizados con langures (*Semnopithecus hypoleucos*) y babuinos (género *Papio*) han encontrado diferencias en el comportamiento de las madres dentro de la misma especie. Estas diferencias en su comportamiento hacia las crías fueron atribuidas a su temperamento y personalidad, dando lugar a una clasificación en distintos *Estilos Maternales* (Fairbanks, 1996). En este estudio, y basándonos en los trabajos realizados por Rowell y cols., 1968; Hinde y Spencer-Booth, 1971; Struhsaker, 1971; Rosenblum, 1971; Nash, 1978; Altmann, (1980); Simpson y Howe (1980), Tanaka (1989), Schino y cols (1995), Fairbanks (1996) y Maestripieri (1998), se procederá a la clasificación de las madres de *C. jacchus* dentro de los siguientes *Estilos Maternales*: *madres Rechazantes* y *madres Protectoras*, esperándose por tanto, que las madres categorizadas dentro del *Estilo Maternal Protector* serán aquellas que realicen más conductas Afiliativas hacia sus crías, Iniciando más Contactos, Espulgando, Transportandolas más y prolongando su periodo de Lactancia. Así mismo, aquellas clasificadas dentro del *Estilo Maternal Rechazante*, realizarán menos conductas Afiliativas hacia sus crías, Rechazando más su Transporte, Agrediéndolas y Finalizando más Contactos con ellas.

Los calitricidos, a diferencia del resto de primates, y en particular la especie *C. jacchus*, presentan un sistema de *crianza cooperativa*, en el que, todos los individuos del grupo colaboran en el cuidado de las crías, participando en distintas actividades como compartición de alimento y el Transporte de las mismas (Snowdon, 1996). Teniendo en cuenta, que los padres tienen un papel fundamental en el cuidado de las crías ya que se les ha descrito como el principal transportador (Box, 1977; Ingram, 1977; Rothe y cols., 1993; Santos y cols., 1997) y existiendo cada vez más pruebas de la influencia neuroconductual de los padres sobre las mismas (Cantoni y Brown, 1997; Vieira y Brown, 2003), se procederá a su clasificación dentro de los mismos *Estilos Parentales* utilizados para las madres, denominándolos en este caso *Estilos Paternales*: *padres Rechazantes* y *padres Protectores*.

Por otro lado, se ha demostrado en diversas especies de primates, la existencia de una relación entre el Estilo Conductual propia del individuo en su vida social y el tipo de cuidado parental que luego tendrá hacia sus crías (Capitanio y Widaman, 2005; Rouff y cols., 2005; Koski, 2011; Seyfarth y cols., 2012; Sussman y cols., 2013; Uher y cols., 2013). Por tanto, en este estudio, se procederá a la clasificación de los progenitores de *Callithrix jacchus* dentro de los *Estilos Conductuales* "*Sociable-No Sociable*" y "*Nervioso-Relajado*", teniendo en cuenta únicamente el periodo sin crías dependientes, y se determinará si existen correlaciones entre el *Estilo Parental* y los *Estilos Conductuales* de cada uno de los progenitores.

Por otro lado, ya que se ha observado que el cuidado parental en primates puede influir en el comportamiento de las crías, constituyendo por tanto una fuente importante de estímulos capaces de retardar o acelerar su desarrollo de tipo social y cognitivo (Hinde, 1972; Pereira y Altmann, 1985; Voochteloo y cols., 1993 y Fairbanks, 1996). Así como, la relación existente entre el *Estilo Maternal* y el comportamiento de las crías (Sackett y Ruppenthal, 1973; Hinde, 1974; Nash y Wheeler, 1982; Suomi, 1987; Simpson y Datta, 1990; Voochteloo y cols., 1993, Suomi, 1997). Se procederá a la clasificación de las crías dentro de los *Estilos Conductuales* "*Independiente-Dependiente*", "*Sociable-No Sociable*" y "*Nervioso-Relajado*" así como, al análisis de la posible relación existente entre los *Estilos Parentales* de los Progenitores y los *Estilos Conductuales* de las crías. Esperando que las crías de progenitores más Protectores y restrictivos se independizarán más lentamente y, por tanto, tardarán más tiempo en separarse de sus padres y madres, siendo más cautas y miedosas, por tanto, más *Nerviosas* y *menos Sociables*. Así esperamos que conductas de tipo no afiliativas como el Forrajeo visual (Lázaro -Perea y cols., 2004) o el Juego Solitario (Stevenson y Poole, 1976) aparezcan en menor medida, mientras que conductas Afiliativas de tipo Contacto (Stevenson y Poole, 1976), y otras relacionadas con el cuidado como el Transporte (Arruda y cols., 1986) aparezcan en mayor proporción. Por otro lado, esperamos que crías de Progenitores Rechazantes desarrollen una independencia más temprana siendo probablemente "más independientes", invirtiendo más tiempo en explorar el ambiente e interactuar con otros individuos del grupo, siendo, por tanto, más *Relajadas* y *más Sociables*.



--MATERIAL Y MÉTODO--

5. MATERIAL Y MÉTODO

5.1 Instalaciones y sujetos

Durante el periodo de estudio los animales estuvieron alojados en la colonia de *C. jacchus* de la Facultad de Psicología de la UAM, anexo al Gabinete Veterinario de la UAM, situado en la Facultad de Medicina de dicha Universidad bajo la supervisión de la Dra. M^a del Carmen Fernández Criado. En estas instalaciones los primates están bajo control veterinario y bajo control de los cuidados especializados de este Gabinete.

Las instalaciones constan de 3 jaulones (A, B y C), en cada uno de los cuales se encuentra alojada una familia. Los grupos están separados entre sí por una distancia de unos 4 metros tanto visual (mediante mamparas de metal) como olfativamente, pero no acústicamente. Cada jaulón consta de un recinto exterior (recintos A y B: con una superficie de 43,0m² x 3,3 m; recinto C: 7,2 m² x 3,0m) y una caseta interior (A, B y C de 2,23m x 1,59m y 2,22m de altura). La caseta interior se mantenía a una temperatura constante de 25°C, con un ciclo de luz de 12 h. En el interior también se encontraban los nidos donde podían dormir además de diversos elementos de enriquecimiento ambiental como troncos y ramas. Los individuos podían acceder libremente al recinto exterior a través de unos tubos de 12 cm de diámetro que permanecen abiertos todo el año. El recinto exterior dispone de ramas naturales y otras formas de enriquecimiento ambiental como tubos y cuerdas, zonas de sol y sombra y zonas con protección para la lluvia. Así mismo, en épocas calurosas y secas del verano contaban con riego automático para humedecer el ambiente (Fig 3 y Fig 4).

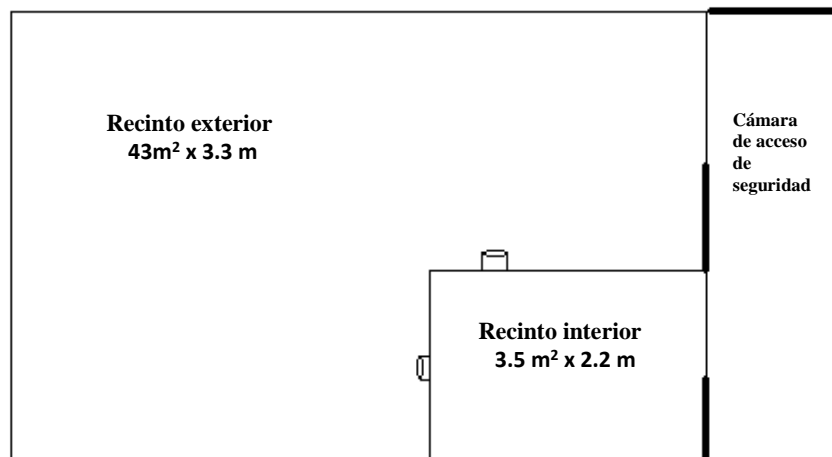


Fig 3. Esquema de las instalaciones



Fig 4. Instalación exterior de un grupo familiar del marmosete común

Los animales eran alimentados tres veces al día, dos tomas una a las 9:00h y otra a las 11:00h de una papilla compuesta principalmente de plátano, yogur, harina de arroz, cereales, complejos vitamínicos y proteicos, minerales, etc., y a las 14:30h una mezcla de fruta fresca y verduras variadas, pipas, jamón cocido, gusanos de la harina y goma

arábiga. Las instalaciones constaban de varios bebederos tanto en el interior como en el exterior del recinto en los que podían obtener agua *ad libitum*.

El estudio se llevó a cabo desde el 8 de Noviembre del 2009 hasta el 14 de Noviembre del 2013 sobre un número variable de individuos en función del Objetivo. Para clasificar a los progenitores dentro de los *Estilos Maternales y Paternales* se observó a 8 individuos progenitores (N= 8; 4 hembras y 4 machos; Tabla I) durante las doce semanas consecutivas al nacimiento de las crías.

Así mismo para clasificar a los progenitores dentro de los *Estilos Conductuales: Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado*, se observó a los mismos individuos durante las cuatro semanas antes del nacimiento de las crías (Tabla I).

Tabla I. Tamaño y composición de los grupos de estudio de los progenitores

| Familia | Progenitores | Sexo Progenitores | Composición del Grupo | Crías | Sexo crías |
|---------|----------------|-------------------|-----------------------|-------------------|-----------------|
| 1 | Corina Fen | Hembra Macho | P y 2Jv | Cedric Cho | Hembra Macho |
| 2 | West Zepto | Hembra Macho | P y 2Jv | Woody Wolke | Hembra Macho |
| 3 | Crash Wonka | Hembra Macho | P y 2Jv | Cotton Candy | Macho Hembra |
| 4 | Woody Cho | Hembra Macho | P y 1Jv | Widette Whisky | Hembra Macho |

(*) Composición: Jv (juveniles), sA (Subadultos), P (progenitores)

Por otro lado, para clasificar a las crías dentro de los *Estilos Conductuales: Dependiente-Independiente, Sociable- No Sociable y Nervioso-Relajado* se registró el comportamiento de 14 crías (5 hembras y 9 machos, Tabla II) durante las doce semanas consecutivas a su nacimiento. En todos los casos nacieron gemelos a excepción de tres de los partos donde nacieron trillizos y una de las crías murió, siempre, antes de la 4ª semana. Para la categorización de la edad de los sujetos presentes en los grupos durante la crianza se consideró adultos a los animales mayores de 15 meses, subadultos entre 10-15 meses, juveniles de 5-12 meses y crías entre 1-5 meses (Yamamoto, 1993).

Las características de la muestra estudiada pueden observarse en la Tabla II.

Tabla II. Tamaño y composición de los grupos de estudio de las crías

| Familia | crías | Sexo crías | Progenitores | Sexo Progenitores | Composición del Grupo |
|---------|-------------------|-----------------|----------------|-------------------|-----------------------|
| 1 | Crash Chucky | Hembra Macho | Corina Fen | Hembra Macho | P |
| 2 | Cedric Cho | Hembra Macho | Corina Fen | Hembra Macho | P y 2Jv |
| 3 | Crin Ceresc | Macho Macho | Corina Fen | Hembra Macho | P, 2 sA y 2Jv |
| 4 | Willy Wonka | Macho Macho | West Zepto | Hembra Macho | P |
| 5 | Woody Wolke | Hembra Macho | West Zepto | Hembra Macho | P y 2Jv |
| 6 | Cotton Candy | Macho Hembra | Crash Wonka | Hembra Macho | P y 2Jv |
| 7 | Widette Whisky | Hembra Macho | Woody Cho | Hembra Macho | P y 1Jv |

(*) Composición: Jv (juveniles), sA (Subadultos), P (progenitores)

Así mismo, para la diferenciación de las crías en los nacimientos de gemelos, durante la primera semana de vida, una de ellas era marcada con ácido pícrico que produce una tinción amarilla fácilmente identificable. Este método ya ha sido utilizado con otras especies y no comportan riesgo para los individuos ni varía su comportamiento (S. *oedipus*: Sousa y cols., 2005).

5.2 Período de estudio, sistema de muestreo y registro

En *C. jacchus* el periodo de Lactancia dura entre 60-90 días o al menos, un mínimo de 60 días (Tardif y cols., 2001, 2003), siendo el periodo de destete donde se produce la mayor reducción de cuidado parental (Martin, 1984). Así mismo, se ha observado que las crías empiezan a bajar de los transportadores a la 3ª semana lo que coincide con el momento en que comienzan a comer alimentos sólidos (Mills y cols., 2004). Por otro lado, se ha constatado que los marmosetes pueden sobrevivir sin ser amamantados a partir de 6ª semana, pero pueden continuar mamando de vez en cuando durante 12 semanas (Hearn, 1983). En función de estas características relacionadas con el desarrollo de las crías, se establecieron los siguientes períodos de estudios en función de los objetivos planteados:

-Para el muestreo de la información relativa a los *Estilos Parentales* se realizaron focales individuales de cada uno de los progenitores (N=8) en *sesiones de no alimentación*, registrando de forma continua conductas relacionadas con el cuidado parental como el Transporte, (tiempo y frecuencia de Transporte y las Solicitudes y rechazos del mismo), Lactancia, Inspecciones ano-genitales de los progenitores a las crías, y las interacciones sociales de tipo Afiliativas y Agonísticas hacia las mismas (5.3. Variables y Medidas, Tabla III). La toma de datos se realizó durante las 12 semanas posteriores al nacimiento mediante 3 focales individuales de cada progenitor de 5 minutos con registro continuo, 3 días a la semana. Por tanto, los individuos fueron observados 45 minutos semanales, con un total por individuo de 9 horas.

-Para la evaluación y clasificación de los *progenitores* dentro de los *Estilos Conductuales* ya mencionados, se procedió al registro de variables Afiliativas, Agonísticas, Autodirigidas y Solitarias (5.3. Variables y Medidas, Tabla IV) en un periodo sin crías dependientes. Para ello se tomaron focales individuales continuos de cada uno de los progenitores (N=8) en *sesiones de no alimentación*. El registro de los datos se llevó a cabo durante las 4 semanas previas al nacimiento de las crías mediante 3 focales individuales de 5 minutos con registro continuo de cada individuo, 3 días a la semana. Por tanto, se obtuvieron un total de 3h para cada individuo.

- Para la evaluación y clasificación de las *crías* dentro de los *Estilos Conductuales* se realizaron, del mismo modo, observaciones en *sesiones de no alimentación* (Sólido) (N=14), a partir del segundo mes de nacimiento, desde la semana 5 a la semana 12, ya que las primeras 4 semanas son totalmente dependientes y pasan la mayor parte del tiempo siendo transportadas. Para su clasificación dentro de *los Estilos Conductuales Dependiente- Independiente* se registraron variables conductuales relacionadas con el cuidado como el Transporte y la Lactancia además de conductas de tipo Afiliativas, Conductas Solitarias y Autodirigidas de las crías (2.3. Variables y Medidas, Tabla V), mientras que para clasificarlas dentro de los *Estilos Conductuales: “Sociable-No Sociable”* y *“Nervioso-Relajado”*, se registraron variables conductuales de tipo Afiliativas, Solitarias y Autodirigidas (5.3. Variables y Medidas, Tabla VI). El registro de los datos se llevó a cabo mediante 3 focales individuales diarios con registro continuo de cada cría, de 5 min cada una. Por tanto, en este caso cada cría fue observada 45 minutos semanales, con un total de 6 horas para cada cría.

En la Figura 5 se muestra el resumen de los periodos de estudio de progenitores y crías.

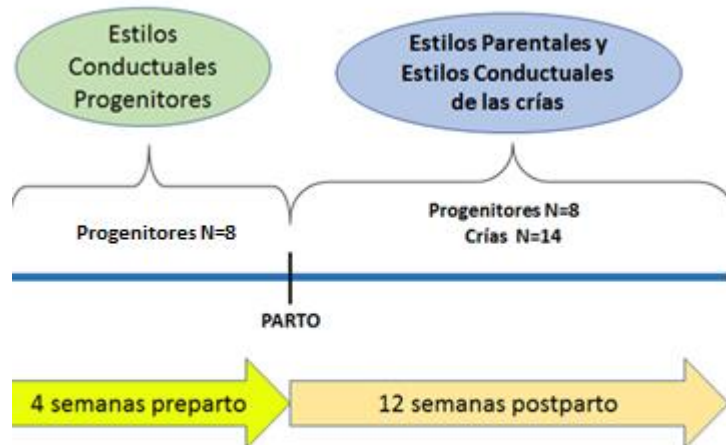


Figura 5. Periodo de estudio de progenitores y crías

Todos los registros se realizaron en el recinto exterior entre las 10:00-14:00h, únicamente cuando la temperatura era de al menos de 10°C, eligiendo a los individuos de forma aleatoria, ya que cuando la temperatura bajaba de 10 °C o llovía los animales permanecían en los cobijos interiores.

5.3 Variables y medidas

Las variables y medidas utilizadas para clasificar a los progenitores de marmosete común (*C. jacchus*) dentro de los Estilos Parentales, *Rechazante o Protector* se describen en la Tabla III.

Tabla III: Estilos Parentales

| PROTECTOR- RECHAZANTE | Variables | Definición | Medidas |
|-----------------------|--------------------------------|---|---------------------|
| | Juego con la cría | Persecuciones, agresiones de baja intensidad, más o menos continuado (Locke-Haydon y Chalmers, 1981) | Frecuencia y Tiempo |
| | Inicios Contactos con la cría | Un individuo contacta corporalmente con la cría (a excepción de la cola) | Frecuencia |
| | Finaliza Contactos con la cría | Un individuo se aleja de la cría con la que estaba en Contacto | Frecuencia |
| | Contacto con la cría | La cría está en Contacto físico con otro individuo mientras no está siendo transportada | Frecuencia y Tiempo |
| | Lactancia | La cabeza de la cría tiene que estar en el pezón. En ocasiones esta posición suele estar tapada parcialmente por el brazo de la madre, pero siempre que la cría se sitúe en posición axial se considerará como "lactancia" (Tardif y cols., 2001) | Frecuencia y Tiempo |
| | Agresiones a la cría | Coger el pelo, golpear, morder a la cría (adaptado de Digby, 1995; Lázaro- Perea y cols., 2004) | Frecuencia |
| | Transporte | Cualquier situación en la cual la cría está adherida o sujeta con al menos dos extremidades al pelo o cuerpo del transportador (Tardif y cols., 1990), especificando el transportador (Arruda y cols., 1986) | Frecuencia y Tiempo |
| | Inspección de la cría | El individuo focal toca o huele a la cría (<i>S. oedipus</i> : Tardif y cols., 1992) | Frecuencia |
| | Solicitud Transporte | La cría intenta subirse a un transportador (Arruda y cols., 1986) | Frecuencia |
| | Rechazo Transporte | Acciones realizadas por el padre o la madre, para conseguir que la cría que transportan se baje inmediatamente mediante el rozamiento con ramas, mordiscos o empujones (Arruda y cols., 1986) | Frecuencia |

Para la clasificación de los progenitores dentro de los Estilos Conductuales “*Sociable-No Sociable*” y “*Nervioso-Relajado*” se utilizaron las variables y medidas que se muestran en las Tablas IV y V respectivamente:

Tabla IV y V: Estilos Conductuales

| | Variables | Definición | Medidas |
|----------------------|--------------------|--|---------------------|
| SOCIABLE-NO SOCIABLE | Forrajeo Visual | Individuo focal inspecciona el ambiente buscando alimento (<i>Saguinus midas midas</i> ; Moura y Alonso, 2000) | Frecuencia |
| | Juego | Persecuciones, agresiones de baja intensidad, más o menos continuado | Frecuencia y Tiempo |
| | Juego Solitario | Acciones como colgarse, morder objetos de la instalación acompañado de movimientos rápidos (Stevenson y Poole, 1976) | Frecuencia |
| | Inicios Contactos | Un individuo contacta corporalmente con otro individuo (a excepción de la cola) | Frecuencia |
| | Finaliza Contactos | Un individuo se aleja de otro con el que estaba en Contacto | Frecuencia |
| | Contacto | Contacto físico con otro individuo con cualquier parte del cuerpo a excepción de la cola | Frecuencia y Tiempo |
| | Espulgamiento | Un individuo remueve el pelo de otro utilizando las manos y/o boca. (Lázaro-Perea y cols., 2004) | Frecuencia y Tiempo |
| | Agresión | Coger el pelo de otro individuo, golpear, morder (Digby, 1995; Lázaro- Perea y cols., 2004) | Frecuencia |

| | | | |
|--------------------|-------------------|---|---------------------|
| NERVIOSO- RELAJADO | Autoespulgamiento | Un individuo se manipula su propio pelo con las manos y/o boca (Lázaro-Perea, 2004) | Frecuencia y Tiempo |
| | Marcajes | Rozamiento contra el sustrato de la región Anogenital o esternal (Stevenson y Poole, 1976) | Frecuencia |
| | Alarma | Vocalizaciones cortas de tono alto (warning calls in Epple, 1968) (Lázaro-Perea, 2001) | Frecuencia |
| | Vigilancia | El individuo permanece quieto moviendo la cabeza de lado a lado como si estuviera monitorizando los alrededores) (Lázaro-Perea, 2004) | Frecuencia |

Para la clasificación de las crías dentro de los *Estilos Conductuales Dependientes o Independientes*, se utilizaron las variables y medidas que se describen en la Tabla VI. Así mismo, en la Tabla VII se describen las variables y medidas utilizadas para la clasificación de las crías en cada uno de los *Estilos Conductuales "Sociable-No Sociable" y "Nervioso-Relajado"*.

Tabla VI: Estilo Conductual crías Dependiente - Independiente

| DEPENDIENTE-INDEPENDIENTE | Variables | Definición | Medidas |
|---------------------------|----------------------|---|---------------------|
| | Forrajeo Visual | Individuo focal inspecciona el ambiente buscando alimento (<i>Saguinus midas midas</i> ; Moura y Alonso, 2000) | Frecuencia |
| | Juego | Persecuciones, agresiones de baja intensidad, más o menos continuado | Frecuencia y Tiempo |
| | Juego Solitario | Acciones como colgarse, morder objetos de la instalación acompañado de rápidos movimientos (Stevenson y Poole, 1976) | Frecuencia |
| | Inicios Contactos | La cría contacta corporalmente con otro individuo (a excepción de la cola) | Frecuencia |
| | Finaliza Contactos | La cría se aleja de otro con el que estaba en Contacto | Frecuencia |
| | Contacto | La cría está en Contacto físico con otro individuo (con la excepción de la cola) mientras no está siendo transportada. | Frecuencia y Tiempo |
| | Lactancia | La cabeza de la cría tiene que estar en el pezón. En ocasiones esta posición suele estar tapada parcialmente por el brazo de la madre, pero siempre que la cría se sitúe en posición axial se considerará como "lactancia" (Tardif y cols., 2001) | Frecuencia y Tiempo |
| | Lloros (Squeal) | Chillido infantil que emite la cría mientras se retira (Digby, 1995) | Frecuencia |
| | Transporte | Cualquier situación en la cual la cría está adherida o sujeta con al menos dos extremidades al pelo o cuerpo del transportado (Tardif y cols., 1990), especificando el transportador (Arruda y cols., 1986) | Frecuencia y Tiempo |
| | Solicitud Transporte | La cría intenta subirse a un transportador (Arruda y cols., 1986) | Frecuencia |
| | Rechazo Transporte | Acciones realizadas por parte de la cría, la cual baja inmediatamente de los transportadores (Arruda y cols., 1986) | Frecuencia |

Tabla VII: Estilos Conductuales crías Sociable- No Sociable y Nervioso- Relajado

| | Variables | Definición | Medidas |
|------------------------------|---------------------------|---|---------------------|
| SOCIABLE- NO SOCIABLE | Forrajeo Visual | Individuo focal inspecciona el ambiente buscando alimento (<i>Saguinus midas midas</i> ; Moura y Alonso, 2000) | Frecuencia |
| | Juego | Persecuciones, agresiones de baja intensidad, más o menos continuado | Frecuencia y Tiempo |
| | Juego Solitario | Acciones como colgarse, morder objetos de la instalación acompañado de rápidos movimientos (Stevenson y Poole, 1976) | Frecuencia |
| | Inicios Contactos | Un individuo contacta corporalmente con otro individuo (a excepción de la cola) | Frecuencia |
| | Finaliza Contactos | Un individuo se aleja de otro con el que estaba en Contacto | Frecuencia |
| | Contacto | Tiempo que las crías están en Contacto físico con otro individuo durante el tiempo de no-transporte (Distinguir quien inicia y termina el Contacto) | Frecuencia y Tiempo |
| | Espulgamiento | Un individuo remueve el pelo de otro utilizando las manos y/o boca. (Lázaro-Perea y cols., 2004) | Frecuencia y Tiempo |
| NERVIOSO-RELAJADO | AutoEspulgamiento | Un individuo se manipula su propio pelo con las manos y/o boca (Lázaro-Perea y cols., 2004) | Frecuencia y Tiempo |
| | Marcajes | Rozamiento contra el sustrato de la región Anogenital o esternal (Stevenson y Poole, 1976) | Frecuencia |
| | Alarma | Vocalizaciones cortas de tono alto (warning calls in Epple, 1968) (Lázaro-Perea, 2001) | Frecuencia |

Para analizar la posible existencia de Estilos Conductuales en todos los individuos (progenitores y crías) se utilizará el *Análisis de Componentes Principales de Comportamiento (APC)* (Fairbanks y Mc Guire, 1987). Este tipo de análisis disminuye la dimensionalidad de un conjunto de datos con el objeto de reducirlas a un menor número de variables, por tanto, perdiendo así la menor cantidad de información posible. Los nuevos componentes principales o factores serán una combinación lineal de las variables originales, y además serán independientes entre sí. Así, podremos comprobar cuáles de las variables utilizadas son las más representativas para cada uno de los Estilos Parentales y Estilos Conductuales de progenitores y crías y cuál es la correlación existente entre estas variables. Por otro lado, nos ayudará a evaluar el número de Estilos Conductuales y Parentales existentes, valorando de esta forma si la clasificación que hemos utilizado es la adecuada.

Para poder clasificar a los individuos dentro de los Estilos Conductuales y Parentales se utilizará el *Análisis de Conglomerados de las K-Medias*. Este tipo de análisis clúster es una técnica multivariante cuya idea básica es clasificar “objetos” o “focales” formando grupos/conglomerados (clúster) lo más homogéneos posible dentro de sí mismos y heterogéneos entre sí. El análisis clúster es similar al *análisis factorial*, pero, mientras que el análisis factorial es poco flexible en algunos de sus supuestos (linealidad, normalidad, variables cuantitativas, etc.) y estima de la misma manera la matriz de distancias, el análisis clúster es menos restrictivo en sus supuestos (no exige linealidad, ni simetría, permite variables categóricas, etc.) y admite varios métodos de estimación de la matriz de distancias. Este agrupamiento en clúster en el *Análisis de Conglomerados de las K-Medias* se basa en la idea de distancia o similitud entre los focales y la obtención de dichos clúster depende del criterio o distancia. Esta distancia se puede hallar de distintas formas, pero la que vamos a tomar entre los individuos va a ser la *distancia Euclídea* cuya expresión es:

$$(x,y) = \sqrt{(x_1 - y_1)^2 + \dots + (x_n - y_n)^2}$$

Ya que las variables son homogéneas y están medidas en unidades similares.

Para comprobar que las categorizaciones de los progenitores dentro de los Estilos Parentales son correctas, se procederá a realizar El índice de rechazo o frecuencia relativa de rechazos (Hinde y Spencer- Booth, 1967).

- (1) En este índice se podrá valorar el "interés" que puede manifestar un cuidador por las demandas de Lactancia y Transporte de la cría. Se calcula mediante el número de demandas rechazadas relativas al número total de veces que la cría obtiene el recurso más el número de demandas rechazadas.

$$\text{Índice de Rechazo} = \frac{n^{\circ} \text{ de demandas rechazadas}}{n^{\circ} \text{ de demandas conseguidas} + n^{\circ} \text{ de demandas rechazadas}}$$

Este índice tiene valores entre 0 y 100, indicando los valores bajos una alta respuesta del cuidador a las demandas de la cría, por tanto, esto podría indicar que el progenitor en cuestión es más *Protector*.

Así mismo, para valorar que el resultado de la clasificación de las crías en los Estilos Conductuales Dependiente e Independiente es correcto se procederá al análisis de El índice de Hinde de responsabilidad:

- (2) Con este índice se valorará si son los progenitores o las crías las responsables de mantener el Transporte. Se calcula como el porcentaje de inicios de Transporte realizados por la cría relativo al total de veces que el transporte es iniciado (por los progenitores o la cría) menos la proporción de finales de Transporte realizados por la cría, relativo al total de veces que el Transporte a finalizado (por el progenitor o la cría).

$$\text{Índice de Hinde} = \frac{\% \text{ Inicio de transporte de la cría}}{\% \text{ inicio de Transporte totales}} - \frac{\text{Veces que la cría Finaliza Transporte}}{\text{Total finalización Transportes}}$$

Los valores obtenidos estarán entre ± 100 , indicando los valores negativos que el progenitor inicia mayor porcentaje de episodios de Transporte de los que finaliza, siendo, por tanto, el principal responsable en el mantenimiento del Transporte, y, por tanto, más *Protectores*. Los valores positivos indicarían que la cría es la principal responsable del mantenimiento del Transporte, lo que indicaría que la cría es menos independiente. Por otro lado, si obtenemos valores cercanos a cero no sabríamos cual es el principal mantenedor del Transporte.

5.4 Análisis de datos

El paquete estadístico utilizado para el los análisis de los datos fue el RStudio versión 3.2.4. Así mismo, para realizar el *Análisis de Componentes Principales de Comportamiento (APC)* y valorar la existencia de Estilos Conductuales en todos los individuos (progenitores y crías) y Estilos Parentales en los progenitores, además de para valorar cuales serían las variables más representativas para cada uno de los Estilos Parentales y Conductuales (Fairbanks y Mc Guire, 1987), se ha utilizado en el programa RStudio, la *biblioteca "car"*. Además, para evaluar el número de dimensiones (PC) a escoger dentro del APC, se ha tenido en cuenta en general un valor de proporción acumulada $\geq 0,90$. Por otro lado, en cuanto a los valores de correlación para cada una de las variables dentro de cada PC, se han tomado como significativos, para las correlaciones positivas, aquellos valores que son $\geq 0,30$ y para las correlaciones negativas aquellos que son $\geq -0,30$. Así mismo, en el caso de que la misma variable aparezca en varias dimensiones con un valor significativo, se tomará el de mayor valor, en forma de valor absoluto. Así mismo, para interperetar la gráfica de los Cluster, se tendrán en cuenta todos los valores significativos ($\geq 0,30$ o $\geq -0,30$).

Para realizar las gráficas representativas de los *Análisis de Conglomerados de las K-Medias*, y así poder clasificar a los individuos dentro de los Estilos Conductuales y Parentales se han utilizado las bibliotecas "*ade4*", "*devtools*", "*ggplot2*" y "*cluster*".

En general, en los progenitores, para hacer las gráficas de los Clúster, se ha tomado únicamente las dos primeras dimensiones, ya que todas las variables están explicadas en ellas. En el caso de las crías al ser mayor el número de variables, se necesitan más dimensiones por tanto se ha procedido a graficar las dimensiones utilizadas según la proporción acumulada, dos a dos.



-----**RESULTADOS**-----

6. Resultados

6.1 Estilos Maternales

Al realizar el análisis de los componentes principales de las madres (N=4), de los tres primeros meses postparto, para poder analizar su posible clasificación dentro de los *Estilos Maternales Protector o Rechazante*, primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla VIII).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|------------------------|--------|--------|---------|----------|
| Desviación Estándar | 3,6107 | 1,334 | 1,08774 | 3,25E-16 |
| Proporción de Varianza | 0,8148 | 0,1112 | 0,07395 | 0 |
| Proporción Acumulada | 0,8148 | 0,9261 | 1 | 1 |

Tabla VIII. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla VIII los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indican dos dimensiones en concreto (N=4, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos se muestran en la siguiente tabla (tabla IX):

Tabla IX. Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 |
|----------------------|------------|--------------|
| Tiempo Transporte | 0.3723814 | -0.006381378 |
| Veces Transporte | 0.3918130 | -0.030928134 |
| Solicitud Transporte | 0.2474252 | 0.392408190 |
| Rechazo Transporte | -0.3903393 | -0.139491417 |
| Tiempo Espulgamiento | 0.4763383 | -0.069345234 |
| Veces Espulgamiento | 0.3495157 | -0.186916090 |
| Veces Juego | 0.3736747 | 0.080903223 |
| Tiempo Juego | 0.3748214 | 0.083750535 |
| Tiempo Lactancia | 0.4734220 | -0.011514814 |
| Veces Lactancia | 0.1331988 | 0.631284103 |
| Veces Agresión | -0.3780284 | 0.056141442 |
| Inicios Contactos | 0.3543511 | -0.131436170 |
| Finaliza Contactos | -0.2217755 | -0.448010825 |
| Veces Contactos | 0.1916156 | 0.435392269 |
| Tiempo Contacto | 0.4624037 | -0.214986080 |
| Inspecciones | 0.4661738 | -0.183410501 |

Primera dimensión (PC1):

Las madres que Transportan durante más tiempo, y más veces, Rechazan menos Transporte, Espulgan y Juegan más veces y durante más tiempo, Inician y están más tiempo en Contacto, Agreden menos a las crías, Rechazan menos Transportes, el tiempo de Lactancia es mayor e Inspeccionan más a las crías. Esta primera dimensión, podría explicar el *Estilo Maternal Protector* al correlacionar positivamente las variables tiempo y frecuencia de Transporte, de Espulgamiento, de Juego, el tiempo y las veces que inician Contacto, las Inspecciones y el tiempo de Lactancia, y negativamente con, las veces que realizan Agresiones y Rechazos de Transporte. Por tanto, las hembras que realicen más Agresiones y Rechacen más Transporte tendrían un *Estilo Maternal Rechazante*.

Segunda dimensión (PC2):

Las madres que más solicitan Transporte, están más veces en Contacto, Finalizan menos Contactos, y dan con mayor frecuencia de mamar a las crías. Además, las Finalizaciones de Contacto correlacionan negativamente con las variables Solicitud de Transporte, veces que están Contacto, y veces que dan de mamar (todas correlacionadas positivamente entre ellas). Por tanto, las madres que más Soliciten Transporte, más veces estén en Contacto y den más de mamar a la cría, serán las que tienen un *Estilo Maternal Protector*. Por otro lado, las que más Finalicen Contactos, menos Solicitarán Transporte, menos veces estarán en Contacto, y menos veces darán de mamar y, por lo tanto, serían *madres más Rechazantes*.

En la tabla X se representan las variables características para cada uno de los *Estilos Maternales*.

Tabla X. Variables y Estilos Maternales

| VARIABLE | MEDIDA | ESTILO MATERNAL |
|--------------------------|---------------------|--------------------------|
| Transporte | Frecuencia y Tiempo | <u>PROTECTOR</u> |
| Solicitud de Transporte | Frecuencia | |
| Juego | Frecuencia y Tiempo | |
| Inicios de Contacto | Frecuencia | |
| Contacto | Frecuencia y Tiempo | |
| Inspección | Frecuencia | |
| Espulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |
| Lactancia | Frecuencia y Tiempo | |
| Rechazo Transporte | Frecuencia | <u>RECHAZANTE</u> |
| Agresiones | Frecuencia | |
| Finalización de Contacto | Frecuencia | |

Para la clasificación de las madres de nuestro estudio (N=4), dentro de los distintos *Estilos Maternales*, se ha realizado un análisis de Clúster, cuya gráfica se muestra a continuación (Fig 6.1):

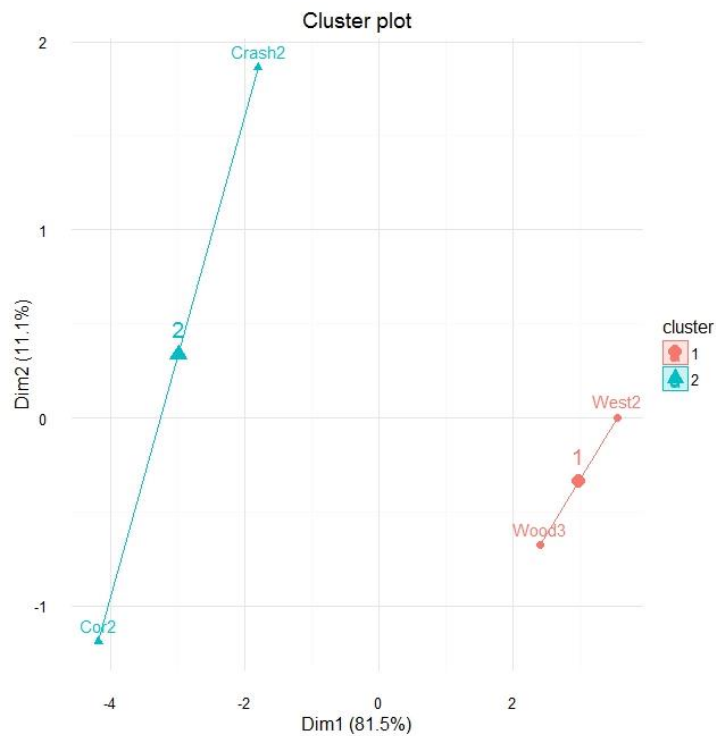


Fig. 6.1. Gráfica Clúster de las primeras dos dimensiones de *Estilo Maternal*

La Figura 6.1 nos indica que, en la dimensión uno (PC1), *West2* y *Wood3*, tienen puntuaciones positivas, por tanto, son las que más veces y más tiempo Transportan, Espulgan y Juegan; más Inician y más tiempo están en Contacto. Además, son las que realizan más Inspecciones ano-genitales a las crías, y dan de mamar durante más tiempo, por tanto, podríamos categorizarlas como madres *con Estilo Maternal Protector*.

Por otro lado, en la misma dimensión (PC1), *Cor2* y *Crash2* tienen valores negativos, por lo que serían las que más Agreden y más Rechazan el Transporte y, por tanto, las podríamos definir como madres *con Estilo Maternal Rechazante*.

La dimensión dos (PC2) nos aporta menos información, sin embargo, podemos observar que los valores positivos los tendría, por un lado, *Crash2*, que aún, siendo una *madre Rechazante*, Solicita más Transporte, da más veces de mamar y está más veces en Contacto que *Cor2*, y, por otro lado, esta última Finaliza más Contactos (*Cor2* sería más *Rechazante* que *Crash2*). Así mismo, *Wood3* tiene valores negativos en la dimensión dos, por tanto, Finaliza más Contactos que *West2*.

En la Tabla XI se puede observar la clasificación de cada una de las madres dentro de su *Estilo Maternal*:

Tabla XI. Madres y Estilos Maternales

| Grado | Estilo Maternal Protector | Estilo Maternal Rechazante |
|-------|---------------------------|----------------------------|
| ++ | West2 | Cor2 |
| + | Wood3 | Crash2 |

Así mismo, valorando las distancias de *Cor2-Crash2* y de *West2-Wood3*, podríamos decir que estas dos últimas se parecen conductualmente más entre ellas, ya que la distancia que las separa en el gráfico Clúster es menor.

6.2 Estilos Paternales

Al realizar el análisis de los componentes principales de los padres (N=4), de los tres primeros meses postparto, para poder analizar su posible clasificación dentro de los *Estilos Paternales Protector o Rechazante* primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XII).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|------------------------|-------|--------|--------|------------|
| Desviación Estándar | 2,747 | 1,9749 | 1,598 | 3,096 e-16 |
| Proporción de Varianza | 0,537 | 0,2786 | 0,1824 | 0 |
| Proporción Acumulada | 0,537 | 0,8176 | 1 | 1 |

Tabla XII. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Figura 6.3 y en la Tabla XII obtenemos tres dimensiones en concreto (N=4, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos pueden observarse en la Tabla XIII:

Tabla XIII: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 | PC3 |
|--------------------------|-------------|-------------|-------------|
| Tiempo de Transporte | 0.36357777 | -0.02231371 | 0.01475437 |
| Frecuencia de Transporte | 0.36237922 | -0.27149892 | -0.27492250 |
| Solicitud de Transporte | 0.34328252 | -0.16455986 | 0.04481942 |
| Rechazos de Transporte | -0.31968201 | 0.24739036 | -0,39435374 |
| Tiempo Espulgamiento | -0.31574517 | 0.07157560 | -0.29862409 |
| Veces Espulgamiento | -0.32451460 | 0.05335353 | 0.48816666 |
| Veces Juego | -0.35994567 | -0.06856356 | -0.03954138 |
| Tiempo Juego | -0.24426240 | -0.31723023 | 0.24815817 |
| Veces Agresión | 0.18406596 | 0.38990565 | 0.24347269 |
| Inicios Contacto | 0.30174396 | -0.13363174 | 0.33587550 |
| Fin Contacto | 0.12433958 | 0.40681308 | -0.20518316 |
| Veces Contacto | 0.17319586 | -0.35745301 | 0.32833169 |
| Tiempo Contacto | -0.04498977 | -0.50172708 | -0.03354320 |
| Inspección | 0.35645816 | -0.09653705 | -0.04350093 |

Primera dimensión (PC1):

Los padres que Solicitan más Transporte y Transportan más veces y durante más tiempo, Inspeccionan más a las crías, pero las Espulgan menos tiempo y Juegan menos veces con ellas.

Esta primera dimensión parece que explica determinadas variables que tienen relación con el *Estilo Paternal Protector*, principalmente aquellas relacionadas con el cuidado directo de las crías, ya que se observa que el tiempo y la frecuencia de Transporte, la Solicitud de Transporte y las Inspecciones a las crías correlacionan positivamente entre ellas. Sin embargo, la frecuencia de Juego y el tiempo que Espulgan a las crías correlacionan negativamente. Por tanto, los padres que realicen más Solicitudes de Transporte, más veces y más tiempo Transporten e Inspeccionen serán más *Protectores*.

Segunda dimensión (PC2):

Los padres que más Agreden a las crías, están menos veces en Contacto y durante menos tiempo y lo Finalizan más, y Juegan durante menos tiempo con ellas. Por tanto, se observa que las Finalizaciones de Contacto y las Agresiones hacia las crías muestran una correlación positiva entre ellas y las veces y tiempo de Contacto, así como el tiempo de Juego con las crías una correlación negativa. Así, los padres que más Agreden a las crías y más Finalicen Contactos serán más *Rechazantes*.

Tercera dimensión (PC3):

Los padres que más veces Inician Contacto, Espulgan a las crías con mayor frecuencia y Rechazan menos su Transporte. Observamos, además, que la conducta Rechazo de Transporte correlaciona negativamente con los Inicios de Contacto hacia las crías y con la frecuencia de Espulgamiento hacia las mismas. Por tanto, los padres que más Espulgan e Inicien más Contactos hacia las crías, serán *padres más Protectores*.

En la Tabla XIV se representan las variables características para cada uno de los Estilos Paternales.

Tabla XIV. Variables y Estilos Paternales

| VARIABLES | MEDIDAS | ESTILO PATERNAL |
|--------------------------|---------------------|--------------------------|
| Transporte | Frecuencia y Tiempo | <u>PROTECTOR</u> |
| Solicitud Transporte | Frecuencia | |
| Inspección | Frecuencia | |
| Juego | Frecuencia y Tiempo | |
| Contacto | Frecuencia y Tiempo | |
| Inicio Contacto | Frecuencia | |
| Espulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |
| Agresión | Frecuencia | <u>RECHAZANTE</u> |
| Finalización de Contacto | Frecuencia | |
| Rechazo Transporte | Frecuencia | |

Como las dos primeras dimensiones, nos dan una explicación de la correlación de todas las variables y los Estilos Paternales, se ha procedido a la realización de un análisis Clúster de estas dos primeras dimensiones, para poder clasificar a los padres de nuestro estudio (N=4), dentro de los distintos *Estilos Paternales* (Fig 6.2)

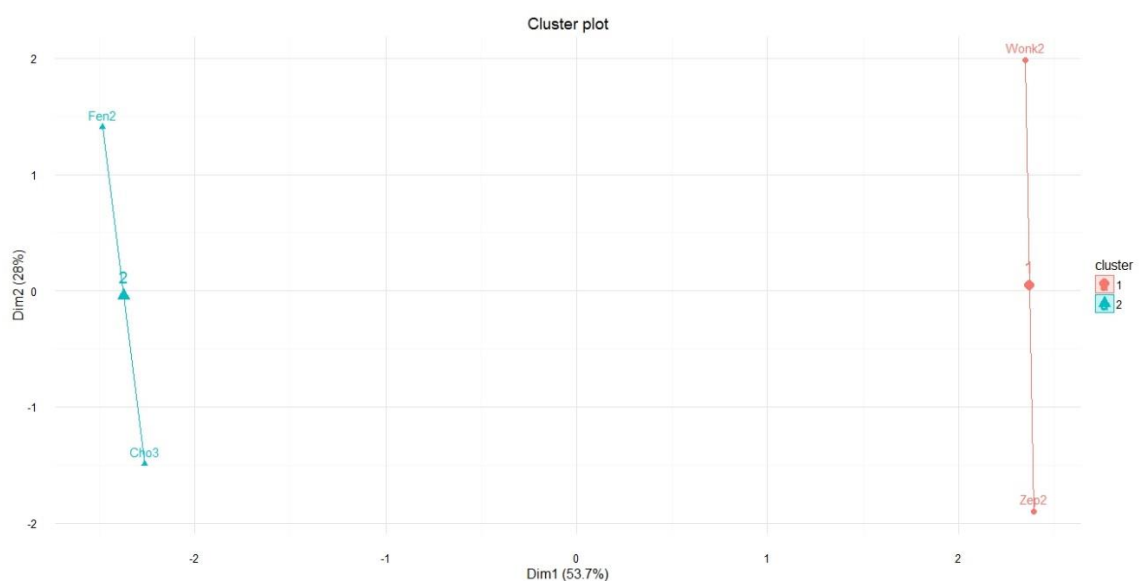


Fig. 6.2. Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilos Paternales

La Figura 6.2 nos muestran que, *Zep2* y *Wonk2*, en la dimensión uno (PC1) tienen puntuaciones positivas, por tanto, son los que más Solicitan Transporte, más veces y más tiempo Transportan, realizan, además, más Inspecciones ano-genitales e Inician más Contactos, por lo que podríamos definirles como padres *con Estilo Conductual Protector*.

Por otro lado, en la misma dimensión uno (PC1), a *Cho3* y *Fen2*, les corresponden valores negativos, por lo que se categorizarían como padres *con Estilo Conductual Rechazante* siendo los que más Rechazan Transporte. Así mismo, cabe destacar que, aun teniendo *Estilo Parental Rechazante*, *Cho3* y *Fen2*, Espulgarían durante más tiempo y más veces y Jugarían más veces con las crías que *Zep2* y *Wonk2*.

En la dimensión dos (PC2) podemos observar que, aunque *Wonk2* sea un padre *con Estilo Conductual Protector* Agrede y Finaliza más Contactos que *Zep2*, y *Zep2* por otro lado, sería el que más tiempo Juega, y el que más veces y durante más tiempo está en Contacto con las crías. Así mismo, *Cho3* al igual que *Zep2* tiene valores negativos en la PC2, por tanto, Agrede y Finaliza menos Contactos con las crías en comparación con *Fen2*, siendo, por tanto, un *padre menos Rechazante*. *Fen2* al tener valores positivos en la PC2 Agrede y Finaliza más Contactos con las crías, siendo por tanto un *padre más Rechazante*.

En la Tabla XV se puede observar la clasificación de cada uno de los padres dentro de su *Estilo Paternal*:

Tabla XV. Padres y Estilos Paternales

| Grado | Estilo Paternal Protector | Estilo Paternal Rechazante |
|-------|---------------------------|----------------------------|
| ++ | Zep2 | Fen2 |
| + | Wonk2 | Cho3 |

Así mismo, para comprobar que las categorizaciones de los progenitores dentro de los Estilos Parentales son correctas, se ha hallado El índice de rechazo de Transporte o frecuencia relativa de rechazos de Transporte, definido como: número de demandas de Transporte rechazadas, relativas al número total de veces que la cría obtiene el recurso, más el número de demandas rechazadas (Fig 6.3).

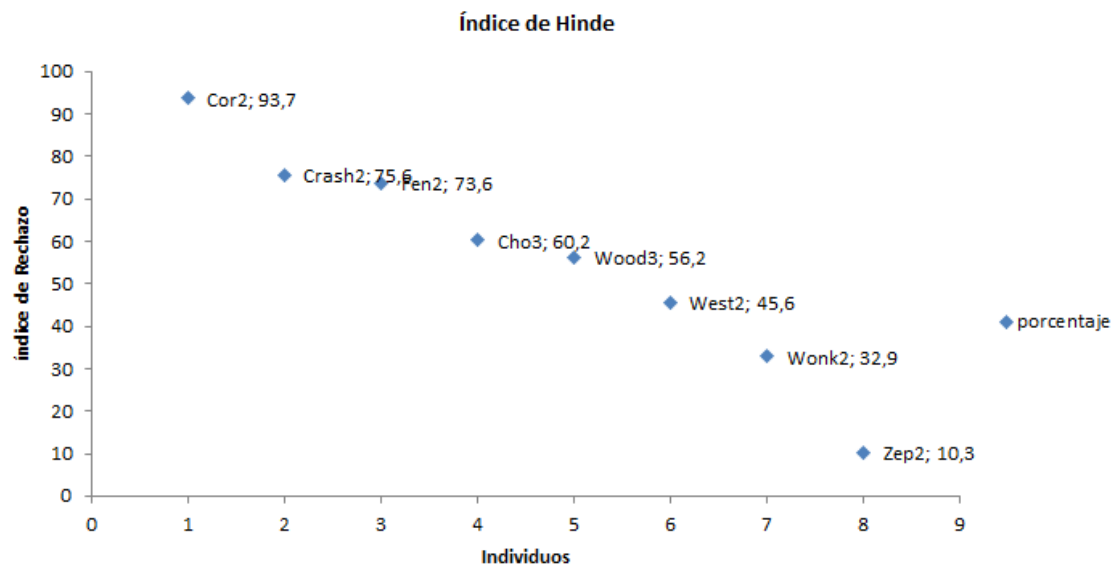


Fig 6.3 Gráfica que representa el Índice de Rechazo de Transporte para cada progenitor

Este índice tiene valores entre 0 y 100, indicando los valores bajos, una alta respuesta del cuidador a las demandas de la cría, por tanto, esto podría indicar que el progenitor en cuestión es más protector. Si nos fijamos en la Figura 6.3, los que tienen valores más bajos son Zep2, Wonk2 y West2 siendo todos por tanto progenitores con *Estilo Conductual Protector* y los que tienen valores más altos serían Cor2, Crash2 y Fen2, siendo, por tanto, progenitores con *Estilo Conductual Rechazante*. Estos resultados coinciden con los obtenidos anteriormente no sólo en el *Estilo Parental* en sí sino, también, en la intensidad del mismo, por tanto, nos serviría para corroborar que la categorización utilizada para cada uno de los progenitores es la correcta (Tabla XVI).

Tabla XVI. Resumen del Índice de Hinde y de los Estilos Conductuales de todos los progenitores

| Individuo | Sexo | Índice de Hinde | Estilo Parental |
|------------------|-------------|------------------------|------------------------|
| Cor2 | Hembra | 93,7 | Rechazante ++ |
| Crash2 | Hembra | 75,6 | Rechazante+ |
| Fen2 | Macho | 73,6 | Rechazante++ |
| Cho3 | Macho | 60,2 | Rechazante+ |
| Wood3 | Hembra | 56,2 | Protector+ |
| West2 | Hembra | 45,6 | Protector++ |
| Wonk2 | Macho | 32,9 | Protector+ |
| Zep2 | Macho | 10,3 | Protector++ |

6.3 Estilos Conductuales Progenitores

6.3.1 Estilo Conductual Sociable-No Sociable

Al realizar el análisis de los componentes principales de todos los individuos adultos (N=8), el mes previo al parto, para poder analizar su posible clasificación dentro del *Estilo Conductual Sociable-No Sociable* primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XVII).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 | PC5 | PC6 | PC7 | PC8 |
|------------------------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|----------|
| Desviación Estándar | 24,767 | 16,455 | 12,332 | 0,8504 | 0,77936 | 0,48089 | 0,2758 | 1,79E-13 |
| Proporción de Varianza | 0,5171 | 0,2266 | 0,16981 | 0,06026 | 0,05062 | 0,01927 | 0,00634 | 0 |
| Proporción Acumulada | 0,5171 | 0,7368 | 0,8635 | 0,92377 | 0,97439 | 0,99366 | 1 | 1 |

Tabla XVII. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XVII, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indica que aparecen cuatro dimensiones en concreto (N=8, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XVIII.

Tabla XVIII: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|--------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Inicio Contactos | -0.39827491 | -0.22132208 | 0.16924501 | -0.27343946 |
| Final Contacto | 0.33711202 | 0.09681966 | -0.06923471 | -0.18574104 |
| Veces Contacto | -0.39775651 | -0.22210234 | 0.26449975 | 0.51996086 |
| Tiempo Contacto | -0.36167744 | 0.20484059 | 0.09603892 | -0.13704230 |
| Tiempo Espulgamiento | -0.15541543 | 0.41386292 | -0.27170348 | -0.09633697 |
| Veces Espulgamiento | -0.36495881 | 0.16438051 | -0.17755156 | -0.04077009 |
| Tiempo Recepción Espulgamiento | -0.09857051 | 0.52823277 | 0.31523410 | 0.06983081 |
| Veces Recibe Espulgamiento | -0.19126308 | 0.34822721 | 0.38862393 | 0.02497791 |
| Tiempo Forrajeo Visual | 0.34467359 | 0.15388516 | -0.06530617 | -0.44080332 |
| Veces Forrajeo Visual | 0.30381666 | 0.12593899 | -0.10074567 | -0.33742769 |
| Recibe Agresión | -0.37810758 | -0.17012884 | -0.40573048 | -0.11396769 |
| Veces Agresión | 0.38576539 | -0.31511614 | 0.08594482 | -0.01794849 |

Primera dimensión (PC1):

Los individuos que menos veces Inician Contacto y más veces lo Finalizan, menos tiempo están en Contacto, menos frecuentemente Espulgan y más veces Agreden. Además, se observa, una correlación positiva entre las variables Finalización de Contacto y Agresión a otros individuos del grupo y una correlación negativa entre los Inicios de Contacto, y el tiempo y la frecuencia de Contacto y las veces que Espulgan. Por lo tanto, en general, los individuos que menos Inicien y menos tiempo estén en Contacto, menos Espulguen, más Agredan y más Contactos Finalicen los podremos clasificar dentro del *Estilo Conductual No Sociable*.

Segunda dimensión (PC2):

Los individuos que más tiempo Espulguen, serán los que más Espulgamiento Reciben y, por tanto, serán Individuos con un *Estilo Conductual más Sociable*.

Tercera dimensión (PC3):

Aquellos individuos que más veces Reciben Espulgamiento, menos Agresiones Recibirán, por lo que serán individuos con *Estilo Conductual más Sociable*.

Cuarta dimensión (PC4):

Los individuos que más veces estén en Contacto, menos tiempo y menos veces Forrajearán Visualmente y, por tanto, podrían ser *más Sociables*.

Para la clasificación de los individuos de nuestro estudio (N=8), dentro de los distintos *Estilos Conductuales*, se ha realizado un análisis de Clúster, cuyas gráficas se muestran a continuación (Fig 6.4).

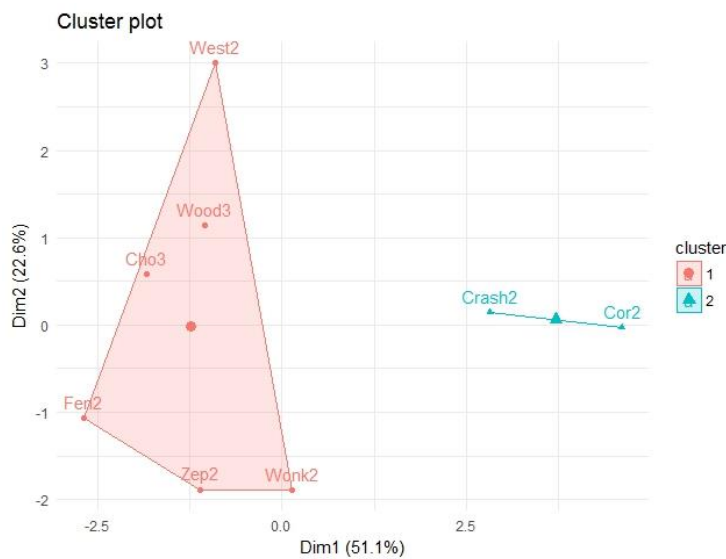


Fig 6.4. Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilo Conductual Sociable-No Sociable

En la Figura 6.4, donde están representadas estas dos primeras dimensiones, podemos observar que se ha agrupado únicamente a dos individuos, *Cor2* y *Crash2* (ambas hembras), en el lado positivo de la dimensión uno (PC1) y el resto de los individuos en el lado negativo. Por tanto, si nos centramos en los valores de la Tabla XVIII, podríamos decir que *Crash2* y *Cor2*, Finalizan más Contactos y Agreden más a otros individuos, además de realizar más Veces y más Tiempo Forrajeo Visual, por lo que tendrían un *Estilo Conductual No Sociable*. Así mismo, cabe destacar que *Wonk2*, aunque, ha sido agrupado con los otros individuos, porque es probable que sus conductas sean más similares a ellos, y aunque esté representado cerca del valor cero, está en el lado positivo de la PC1, así que podríamos decir que quizá sea *menos Sociable* que *Cho3*, *Wood3*, *Fen2*, *West2* y *Zep2*. Todos los individuos que están en el lado negativo de la primera dimensión (*Cho3*, *Wood3*, *Fen2*, *West2* y *Zep2*) son los que más Contactos Inician más tiempo están en Contacto y menos lo finalizan, así mismo, Espulgan con mayor frecuencia y Reciben menos Agresiones, por tanto, de esta forma les categorizaríamos como individuos con *Estilo Conductual Sociable*.

Así mismo, cabe destacar que únicamente *Crash2* y *Cor2* están dentro de un grupo y el resto de los individuos están en otro. Esto es posible que se deba, a que estas dos hembras tengan valores atípicos para alguna o algunas variables analizadas, en

comparación con el resto de los individuos, por esta razón, se procedió a la repetición de los análisis, omitiendo a estas dos hembras.

Para realizar el análisis de los componentes principales de todos los individuos adultos a excepción de *Crash2* y *Cor2* (N=6), primero se calculó el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XIX).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 | PC5 |
|------------------------|--------|--------|--------|--------|---------|
| Desviación Estándar | 21.644 | 16.930 | 13.814 | 12.558 | 0.98158 |
| Proporción de Varianza | 0.3904 | 0.2389 | 0.1590 | 0.1314 | 0.08029 |
| Proporción Acumulada | 0.3904 | 0.6293 | 0.7883 | 0.9197 | 1 |

Tabla XIX. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XIX, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indica que, al igual que en el caso anterior, cuando analizábamos 8 individuos, aparecen cuatro dimensiones (N=6, Proporción acumulada $\geq 0,90$). En este caso, aunque no se llegue al valor de 0,90 de proporción acumulada nos quedaremos con las tres primeras dimensiones ya que, en ellas, están todas las variables explicadas. Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XX.

Tabla XX: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 | PC3 |
|-----------------------------|--------------|--------------|--------------|
| Inicios Contactos | 0.340745823 | -0.234367649 | 0.2336539 |
| Final Contactos | -0.457923846 | 0.212960882 | -0.126911786 |
| Veces Contactos | 0.207761002 | 0.412435734 | 0.320776986 |
| Tiempo Contactos | 0.448390716 | -0.267068544 | 0.128990927 |
| Tiempo Espulgamiento | 0.412247227 | 0.193000621 | 0.155877084 |
| Veces Espulgamiento | 0.30313132 | 0.194545757 | 0.283961013 |
| Tiempo Recibe Espulgamiento | 0.30376028 | 0.352777657 | -0.264119473 |
| Veces Recibe Espulgamiento | -0.285968699 | 0.411887959 | -0.230536093 |
| Tiempo Forrajeo Visual | -0.35409301 | 0.094128231 | -0.238528059 |
| Veces Forrajeo Visual | -0.385758243 | 0.155300498 | -0.061212348 |
| Recibe Agresión | 0.100420283 | 0.293450397 | 0.572770971 |
| Veces Agresión | -0.330160342 | -0.223478735 | -0.368117411 |

Primera dimensión (PC1):

Los individuos que más veces están en Contacto lo están durante más tiempo y lo Finalizan menos veces, también Espulgan más tiempo y con mayor frecuencia y realizan Forrajeo Visual menos veces y durante menos tiempo. Por tanto, observamos que correlacionan negativamente las variables Finalización de Contacto y tiempo y veces que Forrajean Visualmente, y positivamente los Inicios de Contacto, el tiempo de Contacto y el tiempo y veces que Espulgan. Así mismo, los individuos que más Inicien Contactos, más tiempo estén en Contacto, más tiempo y veces Espulguen y estén menos veces y menos tiempo Forrajeando Visualmente los podremos clasificar dentro del *Estilo Conductual Sociable*. Segunda dimensión (PC2):

Los individuos que más veces están en Contacto, más veces y más tiempo Reciben Espulgamiento, siendo Individuos con un *Estilo Conductual Sociable*.

Tercera dimensión (PC3):

Los que menos Agreden, más veces Reciben agresiones, por tanto, serán individuos más *Sociables*.

En la Tabla XXI se representan las variables características para el *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*.

Tabla XXI. Variables y Estilo Conductual Sociable-No Sociable

| VARIABLE | MEDIDA | ESTILO CONDUCTUAL |
|--------------------------|---------------------|---------------------------|
| Inicio de Contacto | Frecuencia | <u>SOCIABLE</u> |
| Contacto | Frecuencia y Tiempo | |
| Espulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |
| Recibe Espulgamiento | Frecuencia | |
| Finalización de Contacto | Frecuencia | <u>NO SOCIABLE</u> |
| Forrajeo Visual | Frecuencia y Tiempo | |
| Agresiones | Frecuencia | |

Se repite el análisis Clúster de las dos primeras dimensiones del *Estilo Conductual Sociable- No Sociable*, para una muestra N=6 (Fig 6.5)

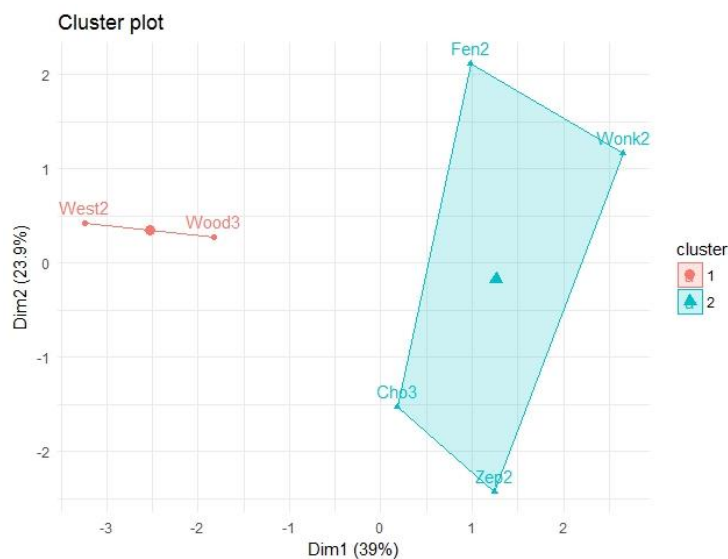


Fig 6.5. Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilo Conductual Sociable-No Sociable para N=6

Si nos fijamos en la gráfica de las dos primeras dimensiones (Fig 6.5), *West2* y *Wood3* (ambas hembras), tienen puntuaciones negativas en la dimensión uno (PC1), por tanto, son las que más veces Finalizan Contactos, más Agreden y se dedican con más frecuencia y más tiempo a Forrajear Visualmente, por lo que podríamos clasificarlas como individuos con un *Estilo Conductual No Sociable*. Por otro lado, *Cho3*, *Fen2*, *Zep2* y *Wonk2* (todos machos), tienen puntuaciones positivas en PC1, por tanto, serían los individuos que más Inician Contactos, más tiempo están en Contacto y Reciben más Espulgamiento y Espulgan más más tiempo y con mayor frecuencia, pudiéndolos categorizar a todos como *Sociables*. Por otro lado, en la segunda dimensión (PC2), a *West2*, *Wood3*, *Wonk2* y *Fen2*, les corresponden valores positivos, por tanto, si nos fijamos en la Tabla XXI, serían los individuos que más están en Contacto, más tiempo Espulgan y más veces reciben Espulgamiento, siendo, por tanto, *Wonk2* y *Fen2* más Sociables que *Cho3* y *Zep2*. Así mismo, debemos destacar que las conductas Agresión y Recepción de Agresión, no aparecen explicada hasta la dimensión 3 (PC3), por tanto, para estos individuos serían conductas menos relevantes, y es posible que sean las

variables atípicas y características que hacían que se agruparan únicamente *Crash2* y *Cor2* en el análisis Clúster con N=8, como *No Sociables*.

Así mismo, como ya hemos observado en la Figura 6.5, aparecen por separado *West2* y *Wood3* (hembras) en un grupo y el resto de los individuos en otro (todos machos), por tanto, es posible que se necesite hacer estos mismos análisis, pero separando los machos y las hembras para ver la posible influencia del sexo en este tipo de clasificación.

6.3.2 Estilo Conductual Sociable-No Sociable Hembras

Se realiza análisis de los componentes principales de las hembras adultas (N=4), el mes previo al parto, para poder clasificarlas dentro de los *Estilos Conductual Sociable o No Sociable*. Primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XXII).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|------------------------|--------|--------|---------|-----------|
| Desviación Estándar | 2,9805 | 1,5095 | 0,91526 | 1,15 e-16 |
| Proporción de Varianza | 0,8853 | 0,1129 | 0,06981 | 0 |
| Proporción Acumulada | 0,7403 | 0,9302 | 1 | 1 |

Tabla XXII. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XXII, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos muestran dos dimensiones en concreto (N=4, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XXIII:

Tabla XXIII: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 |
|-----------------------------|------------|-------------|
| Inicios Contacto | 0.3112820 | 0.22344874 |
| Finaliza Contacto | -0.3525555 | -0.09580291 |
| Veces Contacto | 0.2468229 | 0.33337241 |
| Tiempo Contacto | 0.3244618 | -0.11250397 |
| Tiempo Espulgamiento | 0.3115497 | 0.24016992 |
| Veces Espulgamiento | 0.3081968 | -0.24884637 |
| Tiempo Recibe Espulgamiento | 0.3784503 | 0.26900992 |
| Veces Recibe Espulgamiento | 0.3221883 | 0.16307436 |
| Tiempo Forrajeo Visual | -0.3938300 | 0.28702560 |
| Veces Forrajeo Visual | -0.1554633 | -0.56620578 |
| Veces Recibe Agresión | 0.3880621 | 0.32817376 |
| Veces Agresión | -0.3259589 | 0.15511219 |

Primera dimensión (PC1):

Las hembras que Inician más Contactos, lo están durante más tiempo y lo Finaliza menos veces. Así mismo, realizan y Reciben más Espulgamientos y durante más tiempo, Agreden menos, aunque Reciben más Agresiones y realizan menos tiempo Forrajeo

Visual. A estas hembras podríamos clasificarlas como *hembras* con un *Estilo Conductual Sociable*.

Segunda dimensión (PC2):

Las hembras que más veces Contactan, menos forrajean Visualmente por lo que serían *hembras Sociables*. En este caso las Veces que Forrajean Visualmente correlacionan negativamente con las Veces que están en Contacto.

En la Tabla XXIV se representan las variables características para el *Estilo Conductual Sociable- No Sociable en hembras*.

Tabla XXIV. Variables y Estilo Conductual Sociable-No Sociable en hembras

| VARIABLE | MEDIDA | ESTILO CONDUCTUAL |
|--------------------------|---------------------|---------------------------|
| Inicio Contacto | Frecuencia | <u>SOCIABLE</u> |
| Recibe Espulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |
| Espulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |
| Contacto | Frecuencia y Tiempo | |
| Recepción de Agresiones | Frecuencia | |
| Finalización de Contacto | Frecuencia | <u>NO SOCIABLE</u> |
| Agresión | Frecuencia | |
| Forrajeo Visual | Frecuencia | |

Para la clasificación de las hembras de nuestro estudio (N=4), dentro del *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*, se ha realizado un análisis de Clúster (Fig 6.6)

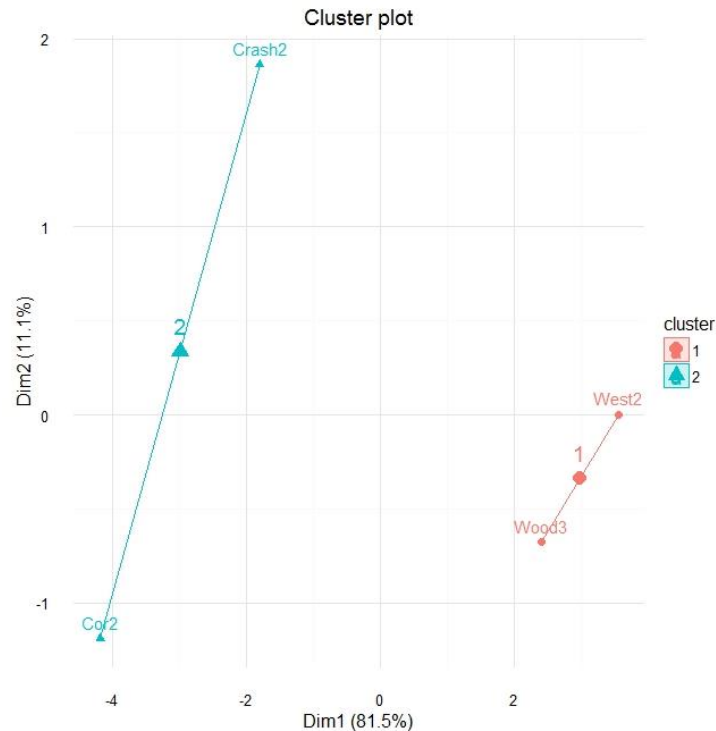


Fig 6.6. Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilo Conductual Sociable-No Sociable en hembras

La Figura 6.6 muestra a *Wood3* y *West2*, en la dimensión uno (PC1) con puntuaciones positivas, por tanto, son las que más Inician, más tiempo y más veces están en Contacto, más veces y durante más tiempo Espulgan y Reciben Espulgamiento, y más Agresiones Reciben categorizándolas, por tanto, como *hembras con Estilo Conductual Sociable*. Por otro lado, en la misma dimensión uno (PC1), *Crash2* y *Cor2* tendrían valores negativos, siendo las que más Agreden, más finalizan Contactos y más tiempo Forrajeen Visualmente, por tanto, serían *hembras con Estilo Conductual No Sociable*.

En la dimensión 2 (PC2), aunque nos aporta menos información, se puede observar que *Crash2* Contacta con mayor frecuencia y Recibe más Agresiones que *Cor2*, ya que tiene valores positivos, por lo que sería algo más Sociable que *Cor2*. Así mismo, *Cor2* y *Wood3* tendrían puntuaciones negativas en la dimensión 2, siendo las que más Forrajeen Visualmente y, por tanto, aunque *Wood3* tenga un *Estilo Conductual Sociable*, sería algo menos *Sociable* que *West2*, ya que Forrajea más.

En la Tabla XXV se puede observar la clasificación de cada uno de las hembras dentro de su *Estilo Conductual Sociable o No Sociable*:

Tabla XXV. Hembras y Estilo Conductual Sociable-No Sociable

| Grado | Estilo Conductual Sociable | Estilo Conductual No Sociable |
|--------------|-----------------------------------|--------------------------------------|
| ++ | West2 | Cor2 |
| + | Wood3 | Crash2 |

Así mismo, valorando las distancias *Cor2-Crash2* y *West2-Wood3*, podríamos decir que estas dos últimas se parecen conductualmente más entre ellas, ya que la distancia que las separa en el Clúster es menor.

6.3.3 Estilo Conductual Sociable- No Sociable Machos

Para realizar el análisis de los componentes principales de los machos adultos (N=4), el mes previo al parto, para poder analizar su posible clasificación dentro de los *Estilos Conductual Sociable o No Sociable* primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XXVI).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|------------------------|--------|--------|--------|----------|
| Desviación Estándar | 24.015 | 20.155 | 14.733 | 2,68E-13 |
| Proporción de varianza | 0.4806 | 0.3385 | 0.1809 | 0 |
| Proporción Acumulada | 0.4806 | 0.8191 | 1 | 1 |

Tabla XXVI. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XXVI, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indica tres dimensiones en concreto (N=4, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XXVII.

Tabla XXVII: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 | PC3 |
|-----------------------------|-------------|--------------|--------------|
| Inicios Contactos | 0.05322939 | -0.318811075 | -0.472693512 |
| Final Contactos | 0.35363253 | 0.156233522 | -0.287685559 |
| Veces Contactos | -0.34408800 | -0.186692858 | -0.352662826 |
| Tiempo Contactos | -0.32893671 | -0.298920229 | -0.077459954 |
| Tiempo Espulgamiento | -0.22092488 | -0.375122811 | 0.260125309 |
| Veces Espulgamiento | -0.24809277 | -0.398471646 | -0.002201453 |
| Tiempo Recibe Espulgamiento | -0.40324896 | -0.007111709 | 0.169042653 |
| Veces Recibe Espulgamiento | -0.41547373 | -0.033117964 | 0.005028508 |
| Tiempo Forrajeo Visual | -0.16727960 | 0.333175260 | -0.187547551 |
| Veces Forrajeo Visual | 0.37999772 | 0.184689289 | -0.114960276 |
| Recibe Agresión | -0.28035527 | -0.360544120 | 0.092659736 |
| Veces Agresión | -0.18291294 | 0.445693336 | 0.006140991 |

Primera dimensión (PC1):

Los machos que permanecen menos tiempo en Contacto más los Finalizan, menos veces y menos tiempo reciben Espulgamiento y Forrajean Visualmente con mayor frecuencia, por tanto, serían *machos con Estilo Conductual No Sociable*.

Segunda dimensión (PC2):

Los machos que menos veces y menos tiempo Espulgan, más tiempo Forrajean Visualmente y son los que más veces Agreden y menos Agresiones Reciben, por lo que podríamos decir que son *machos con Estilo Conductual No Sociable*.

Tercera dimensión (PC3):

Los machos que menos veces están en Contacto, menos los Inician, lo que sería característico de *machos menos Sociables*.

En la Tabla XXVII se representan las variables características para el *Estilo Conductual Sociable- No Sociable en machos*.

Tabla XXVII. Variables y Estilo Conductual Sociable-No Sociable en machos

| VARIABLE | MEDIDA | ESTILO CONDUCTUAL |
|--------------------------|---------------------|---------------------------|
| Inicio Contacto | Frecuencia | <u>SOCIABLE</u> |
| Recibe Espulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |
| Espulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |
| Contacto | Frecuencia y Tiempo | |
| Recepción de Agresiones | Frecuencia | |
| Finalización de Contacto | Frecuencia | <u>NO SOCIABLE</u> |
| Agresión | Frecuencia | |
| Forrajeo Visual | Frecuencia | |

Para la clasificación de los machos de nuestro estudio (N=4), dentro del *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*, se ha realizado un análisis Clúster (Fig 6.7).

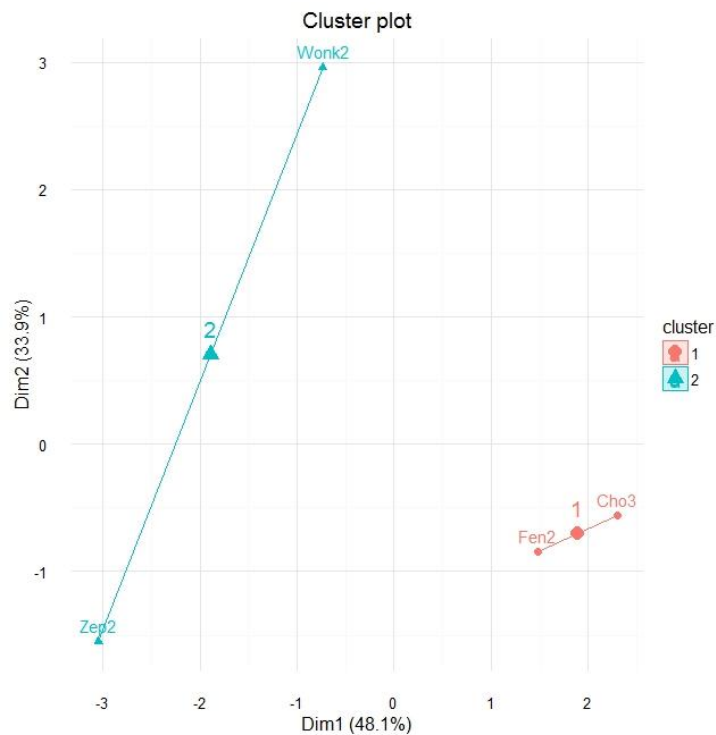


Fig 6.7 Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilo Conductual Sociable-No Sociable en machos

La Figura 6.7 muestra que *Fen2* y *Cho3*, en la dimensión uno (PC1) tienen puntuaciones positivas, por tanto, son los que menos tiempo están en Contacto y más lo Finalizan, menos veces y durante menos tiempo Reciben Espulgamiento y más veces Forrajea Visualmente siendo los machos con *Estilo Conductual No Sociable*.

Por otro lado, en la misma dimensión 1 (PC1) *Zep2* y *Wonk2*, tendrían valores negativos, por lo que son los que más tiempo están en Contacto y menos lo Finalizan, más tiempo Reciben Espulgamiento y con mayor frecuencia, por tanto, machos con *Estilo Conductual Sociable*.

En la dimensión 2 (PC2), *Fen2* y *Cho3* tienen valores negativos, por tanto, son individuos que Espulgan durante más tiempo y lo hacen más veces, recibiendo además más Agresiones y Forrajando menos tiempo. Así mismo, *Fen2* tiene puntuaciones más negativas que *Cho3*, por tanto, Espulga más tiempo y más veces que *Cho3*, siendo un poco más Sociable *Fen2* que *Cho3*. Aunque, debemos destacar que la diferencia entre ellos no es muy grande ya que, la distancia que les separa en la gráfica de los Clúster, es muy pequeñas. Por otro lado, *Zep2* tendría valores negativos y *Wonk2* positivos, siendo este último, el que Agrede más veces y Forrajea Visualmente durante más tiempo.

Así mismo, valorando las distancias *Fen2-Cho3* y *Zep2-Wonk2*, podríamos decir que los dos primeros se parecen conductualmente más entre ellos ya que la distancia que los separa es menor (Fig 6.13).

En la Tabla XXVIII se puede observar la clasificación de cada uno de los machos dentro de su *Estilo Conductual Sociable o No Sociable*:

Tabla XXVIII. Machos y Estilo Conductual Sociable-No Sociable

| Grado | Estilo Conductual No Sociable | Estilo Conductual Sociable |
|-------|-------------------------------|----------------------------|
| ++ | Cho3 | Zep2 |
| + | Fen2 | Wonk2 |

6.3.4 Estilo Conductual Nervioso-Relajado

Se procede a hacer el análisis de los componentes principales de los individuos adultos (N=8), el mes previo al parto, para poder categorizarlos dentro de los *Estilos Conductuales Nervioso y Relajado*. Primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XIX).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 | PC5 | PC6 |
|------------------------|--------|--------|--------|--------|---------|---------|
| Desviación Estándar | 20,535 | 0,9761 | 0,8150 | 0,3358 | 0,21613 | 0,08254 |
| Proporción de Varianza | 0,7028 | 0,1588 | 0,1107 | 0,0188 | 0,00779 | 0,00114 |
| Proporción Acumulada | 0,7028 | 0,9016 | 0,9723 | 0,9911 | 0,99886 | 1 |

Tabla XIX. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XIX, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indican dos dimensiones en concreto (N=8, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XX.

Tabla XX: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 |
|--------------------------|------------|-------------|
| Alarmas | 0.4352541 | 0.30857966 |
| Marcajes | -0.4297083 | 0.20333429 |
| Vigilancia | 0.3705750 | -0.24154061 |
| Tiempo AutoEspulgamiento | -0.4632864 | 0.02370263 |
| Veces AutoEspulgamiento | 0.3123613 | -0.77607711 |
| Veces Forrajeo Visual | 0.4199702 | 0.24970479 |

Primera dimensión (PC1):

Los individuos que más Vigilan, más Alarmas generan, y más Forrajean Visualmente, sin embargo, realizan menos Marcajes y se Autoespulgan menos tiempo, por lo que podríamos determinar que serían Individuos con *Estilo Conductual Relajado*.

Segunda dimensión (PC2):

Sólo aparece un valor significativo que se explicará posteriormente en la gráfica Clúster.

Para observar cómo se comportan los individuos adultos de nuestro estudio (N=8) dentro del *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, se ha realizado un análisis Clúster, cuya representación gráfica podemos ver en la Figura 6.8.

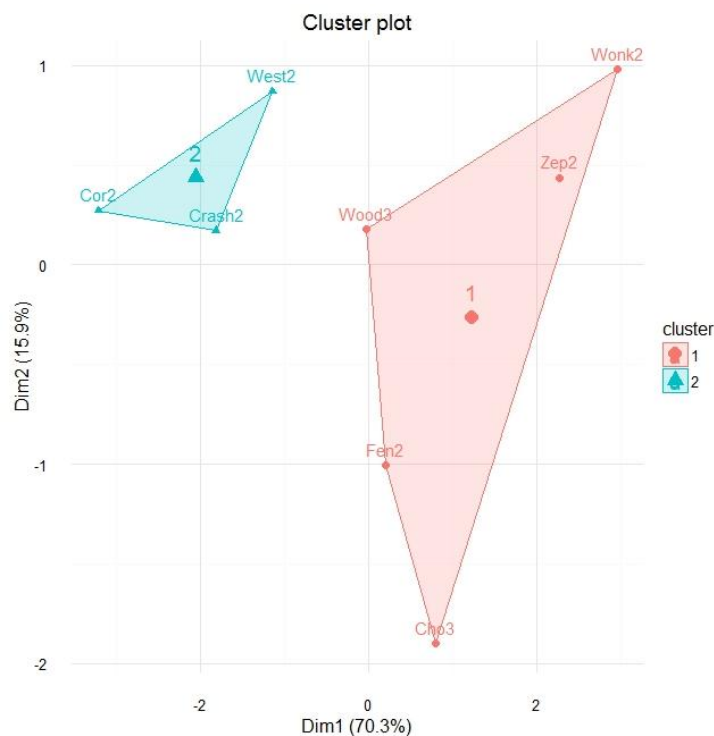


Fig 6.8. Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilo Conductual Nervioso-Relajado

En la Figura 6.8 se observa que *Fen2*, *Cho3*, *Zep2* y *Wonk2* en la dimensión uno (PC1) tienen puntuaciones positivas, por lo que serían los individuos que más Vigilan, más Forrajena Visualmente y más Alarmas realizan, aunque, sin embargo, realizan menos Marcajes y menos Autoespulgamiento, pudiéndoles categorizar como individuos con Estilo Conductual Relajado. Así mismo *Cor2*, *West2* y *Crash2* (todas hembras) tienen valores negativos y por tanto se AutoEspulgan más veces y durante más tiempo y Marcan más, por lo que podríamos categorizarlas como *Nerviosas*. Debemos destacar que *Wood3* (hembra) tiene valor cero en la gráfica para la PC1, por tanto, haciendo el análisis de todos los individuos adultos, parece que es la única que no podríamos categorizar dentro de ningún Estilo Conductual, ya que tendría valores intermedios de todas las variables analizadas.

Además al ser machos todos los individuos con valores positivos en la PC1 y los que tienen valores negativos todas hembras, en principio, parece que las conductas realizadas podrían estar influidas por el sexo. Los machos Vigilan, y generan más Alarmas para proteger al grupo y en general las hembras Marcan más el territorio y buscan el alimento.

En la dimensión 2 (PC2), aunque nos aporta menos información, obtenemos que *Fen2* y *Cho3* tienen valores negativos siendo individuos que se AutoEspulgan más veces que el resto mientras que *Wonk2*, *Zep2* y *Wood3* generarían más Alarmas que *Fen2* y *Cho3*.

Como parece que puede haber influencia del sexo en el *Estilo Conductual Nervioso-Relajado* realizaremos un Análisis de Componentes principales separando los machos y las hembras.

6.3.5 Estilo Conductual Nervioso-Relajado Hembras

Realizamos el análisis de los componentes principales de las hembras adultas (N=4), el mes previo al parto, para poder analizar su posible clasificación dentro de los *Estilos Conductuales Nervioso o Relajado*. Primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XXI).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|------------------------|--------|--------|---------|----------|
| Desviación Estándar | 22,401 | 0,7948 | 0,59200 | 1,51E-13 |
| Proporción de Varianza | 0,8363 | 0,1053 | 0,05841 | 0 |
| Proporción Acumulada | 0,8363 | 0,9416 | 1 | 1 |

Tabla XXI. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XXI, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indican dos dimensiones en concreto (N=4, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XXII.

Tabla XXII: Resultado análisis componentes principales

| Conductas | PC1 | PC2 |
|--------------------------|------------|-------------|
| Alarmas | -0.2846558 | -0.55800159 |
| Marcajes | 0.4447043 | -0.10965237 |
| Vigilancia | 0.4281261 | 0.09038319 |
| Tiempo AutoEspulgamiento | 0.4105103 | -0.46727578 |
| Veces AutoEspulgamiento | 0.4160366 | -0.45605564 |
| Veces Forrajeo Visual | -0.3596956 | 0.49204477 |

Primera dimensión (PC1):

Las hembras que más Vigilan más Marcajes realizan, por lo que podríamos decir que tienen un *Estilo Conductual Nervioso*.

Segunda dimensión (PC2):

Las hembras que realizan menos Alarmas, se Autoespulgan menos veces y durante menos tiempo y más Forrajeo Visualmente, siendo hembras con *Estilo Conductual Relajado*.

En la tabla XXIII se representan las variables más características para el *Estilo Conductual Nervioso-Relajado en hembras*.

Tabla XXIII. Variables y Estilo Conductual Nervioso-Relajado en hembras

| VARIABLE | MEDIDA | ESTILO CONDUCTUAL |
|-------------------|---------------------|------------------------|
| Marcaje | Frecuencia | <u>NERVIOSO</u> |
| AutoEspulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |
| Vigilancia | Frecuencia | |
| Alarma | Frecuencia | |

Para observar cómo se comportan las hembras adultas de nuestro estudio (N=4) dentro del *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, se ha realizado un análisis de Clúster (Fig 6.9).

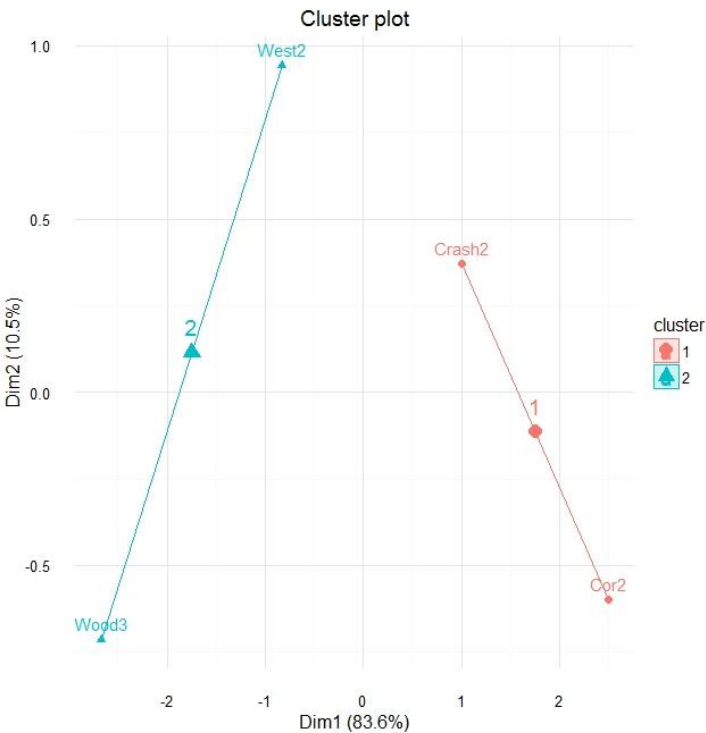


Fig 6.9. Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilo Conductual Nervioso-Relajado en hembras

El gráfico de los Clúster (Fig 6.9) muestra que *Crash2* y *Cor2* en la dimensión 1 (PC1) tienen puntuaciones positivas, siendo las que más Vigilan, más Marcajes realizan y más

tiempo y veces se AutoEspulgan y, por tanto, se las categorizaría como hembras con *Estilo Conductual Nervioso*. Por otro lado, *West2* y *Wood3* tienen valores negativos siendo las que más Forrajea Visualmente, pero menos Marcan, se AutoEspulgan y Vigilan siendo, por tanto, hembras con *Estilo Conductual Relajado*.

En la dimensión 2 (PC2) *Cor2* y *Wood3* muestran valores negativos siendo individuos que generan más Alarmas y se AutoEspulgan más veces y más tiempo, mientras que *West2* y *Crash2* al tener valores positivos Forrajea Visualmente más. Por tanto, *Crash2*, aunque tenga un *Estilo Conductual Nervioso*, lo es menos que *Cor2* ya que Forrajea más Visualmente. En las hembras se observa que las Alarmas no son consecuencia de la Vigilancia, lo que podría explicarse por el reparto de actividades que tienen los individuos en el grupo, donde los que más Vigilan son los machos, y, por tanto, en su caso la Alarma debería ser una consecuencia de la Vigilancia. Por ello en este caso, hemos relacionado la Alarma con el *Estilo Conductual Nervioso*.

En la Tabla XXIV se puede observar la clasificación de cada una de las hembras dentro de su *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*:

Tabla XXIV. Hembras y Estilo Conductual Nervioso-Relajado

| Grado | Estilo Conductual Nervioso | Estilo Conductual Relajado |
|-------|----------------------------|----------------------------|
| ++ | Cor2 | Wood3 |
| + | Crash2 | West2 |

6.3.6 Nervioso-Relajado Machos

Para realizar el análisis de los componentes principales de los machos adultos (N=4), el mes previo al parto, para poder analizar su posible clasificación dentro de los *Estilos Conductuales Nervioso o Relajado* primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XXV).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|------------------------|--------|--------|--------|------------|
| Desviación Estándar | 1,9276 | 1,4309 | 0,4868 | 1,405 e-16 |
| Proporción de Varianza | 0,6193 | 0,3412 | 0,0395 | 0 |
| Proporción Acumulada | 0,6193 | 0,9605 | 1 | 1 |

Tabla XXIV. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XXV, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indican dos dimensiones en concreto (N=4, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XXVI.

Tabla XXVI: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 |
|--------------------------|-------------|-------------|
| Alarmas | -0.50441495 | -0.02130223 |
| Marcajes | 0.39646910 | -0.44064870 |
| Vigilancia | -0.40271711 | 0.41476369 |
| Tiempo AutoEspulgamiento | 0.44736338 | 0.24332407 |
| Veces AutoEspulgamiento | 0.46845372 | 0.26269396 |
| Veces Forrajeo Visual | -0.08132565 | 0.66818148 |

Primera dimensión (PC1):

Los machos que generan menos Alarmas, están durante más tiempo y con una mayor frecuencia realizando AutoEspulgamiento, por lo que serán machos con *Estilo Conductual Nervioso*.

Segunda dimensión (PC2):

Los machos que menos Marcan, con más frecuencia Forrajeen Visualmente y Vigilan. Por tanto, los que más Vigilen y Forrajeen serán *machos más Relajados*, siendo el

Marcaje característico de *machos más Nerviosos*. En este caso, sí que observamos que la Alarma es consecuencia de la Vigilancia, siendo esta conducta típica en los machos del grupo, por tanto, estas dos conductas no se considerarían características del Nerviosismo.

En la Tabla XXVII se representan las variables más características para el *Estilo Conductual Nervioso-Relajado en machos*.

Tabla XXVII. Variables y Estilo Conductual Nervioso-Relajado en machos

| VARIABLES | MEDIDA | ESTILO CONDUCTUAL |
|-------------------|---------------------|------------------------|
| Marcaje | Frecuencia | <u>NERVIOSO</u> |
| AutoEspulgamiento | Frecuencia y Tiempo | |

Para observar cómo se comportan los machos adultos de nuestro estudio (N=4) dentro del *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, se ha realizado un análisis de Clúster, cuya representación gráfica se puede ver en la Figura 6.10

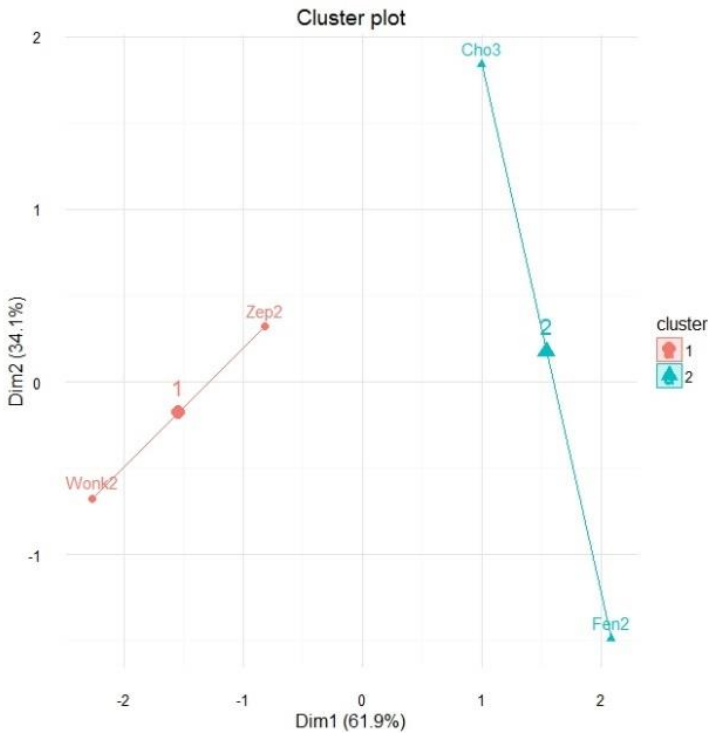


Fig 6.10. Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilo Conductual Nervioso-Relajado en machos

En la Figura 6.10 observamos que *Fen2* y *Cho3* en la dimensión 1 (PC1) tienen puntuaciones positivas, por lo que son los que más tiempo y veces se AutoEspulgan y menos Alarmas realizan, por tanto, son machos con *Estilo Conductual Nervioso*. Por otro lado, *Zep2* y *Wonk2* tienen valores negativos por lo que serían los que más Alarmas realizan, pero menos se Autoespulgan y durante menos tiempo pudiéndoseles categorizar como machos con *Estilo Conductual Relajado*.

En la dimensión 2 (PC2) *Fen2* y *Wonk2* tienen valores negativos, por lo que, aunque *Fen2* y *Cho3* se han definido como *machos Nerviosos*, en el caso de *Fen2* se observa que Marca más que *Cho3*, y este último es el que más Vigila y Forrajea Visualmente de los dos, por tanto, *Fen2* sería más Nervioso que *Cho3*. Por otro lado, *Zep2* tiene valores positivos y *Wonk2* negativos, por lo que, aunque ambos han sido clasificados como *machos Relajados*, se observa que *Zep2* Vigila y Forrajea más que *Wonk2*, siendo este último el que más Marca de los dos. Parece, por tanto, que *Wonk2* es *menos Relajado* que *Zep2*.

En la Tabla XXVIII se puede observar la clasificación de cada una de las hembras dentro de su *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*:

Tabla XXVIII. Machos y Estilo Conductual Nervioso-Relajado

| Grado | Estilo Conductual Nervioso | Estilo Conductual Relajado |
|-------|----------------------------|----------------------------|
| ++ | Fen2 | Zep2 |
| + | Cho3 | Wonk2 |

Así mismo, valorando las distancias *Fen2-Cho3* y *Zep2-Wonk2*, podríamos decir que estos dos últimos se parecen conductualmente más entre ellos al ser menor la distancia que les separa en el gráfico de Clúster.

6.3.7 Estilos Parentales y Estilos Conductuales

En general, todos los progenitores con *Estilo Parental Protector*, han sido categorizados como Sociables y Relajados, y los progenitores que tienen *Estilo Parental Rechazante*, son No Sociables y Nerviosos, independientemente de su sexo.

Así mismo, en la Tabla XXIX podemos observar un resumen de los Estilos Parentales y Conductuales correspondientes a los individuos adultos estudiados.

| Individuo | Sexo | Estilo Parental | Estilo Conductual Sociable-No Sociable | Estilo Conductual Nervioso-Relajado |
|-----------|------|-----------------|---|--|
| Cor2 | H | Rechazante | No Sociable | Nervioso |
| Fen2 | M | Rechazante | No Sociable | Nervioso |
| West2 | H | Protector | Sociable | Relajado |
| Zep2 | M | Protector | Sociable | Relajado |
| Crash2 | H | Rechazante | No Sociable | Nervioso |
| Wonk2 | M | Protector | Sociable | Relajado |
| Wood3 | H | Protector | Sociable | Relajado |
| Cho3 | M | Rechazante | No Sociable | Nervioso |

Tabla XXIX Resumen de los Estilos Parentales y Conductuales

6.4 Estilos Conductuales Crías

6.4.1. Estilo Conductual Dependiente- Independiente

Se procederá al análisis de los componentes principales de las crías (N=14), los tres primeros meses postparto, para poder analizar su posible clasificación dentro de los *Estilos Conductuales Dependiente o Independiente*. Primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XIX).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 | PC5 | PC6 | PC7 |
|------------------------|--------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|
| Desviación Estándar | 31.719 | 15.351 | 14.796 | 124.154 | 0.92965 | 0.80533 | 0.70297 |
| Proporción de Varianza | 0.5295 | 0.1240 | 0.1152 | 0.08113 | 0.04549 | 0.03413 | 0.02601 |
| Proporción Acumulada | 0.5295 | 0.6535 | 0.7688 | 0.84989 | 0.89538 | 0.92951 | 0.95552 |

Tabla XXX. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XXX, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indican cuatro dimensiones en concreto (N=14, Proporción acumulada $\geq 0,90$). En este caso, aunque la proporción acumulada de la cuarta dimensión no sea $\geq 0,90$, el valor de la Proporción de Varianza, nos indica que la quinta dimensión (0,04549) no explica mucho más, comparándola con la cuarta (0,08113). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XXXI.

Tabla XXXI: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|------------------------|--------------|-------------|-------------|--------------|
| Inicios Contactos | -0.33838277 | 0.18415377 | 0.05041155 | -0.21817869 |
| Finaliza Contactos | 0.36337736 | 0.16214491 | -0.1735476 | -0.05544441 |
| Veces Contactos | -0.12149123 | 0.46065834 | 0.32791041 | -0.04201131 |
| Tiempo Contactos | 0.14118258 | 0.38237917 | 0.03762614 | 0.167904618 |
| Tiempo Transporte | -0.35871301 | 0.09836712 | -0.1222840 | -0.30959168 |
| Veces Transporte | -0.25567399 | 0.33783738 | -0.03292652 | 0.151043350 |
| Solicita Transporte | -0.37269097 | 0.05885766 | -0.01723057 | -0.27828785 |
| Rechazo Transporte | 0.31566230 | -0.4043737 | -0.09167500 | -0.37526024 |
| Veces Juego | 0.19794996 | 0.21071993 | 0.35682220 | -0.39833736 |
| Tiempo Juego | 0.17173052 | -0.39103443 | 0.33819496 | -0.50334307 |
| Veces Juego Solitario | 0.21182905 | 0.26145844 | -0.38140295 | -0.04698496 |
| Tiempo Juego Solitario | 0.17451309 | 0.14148202 | -0.47265741 | -0.18444252 |
| Tiempo Lactancia | -0.35257840 | 0.24920142 | 0.00282912 | 0.02758114 |
| Veces Lactancia | -0.38177100 | 0.07723982 | -0.1108617 | -0.03774473 |
| Tiempo Forrajeo Visual | 0.234096551 | 0.18372087 | -0.19812206 | -0.38557443 |
| Veces Forrajeo Visual | 0.164386429 | -0.44630434 | 0.06141253 | 0.225096361 |
| Tiempo Forrajeo Manual | 0.216684647 | -0.09954847 | 0.35228277 | 0.100807618 |
| Veces Forrajeo Manual | 0.254197856 | 0.10950898 | 0.30266520 | -0.341343933 |
| Lloros (Squel) | -0.353869308 | 0.14364065 | 0.05089674 | 0.235318285 |

Primera dimensión (PC1):

Las crías que Inician menos Contacto más lo Finalizan, Solicitan menos Transporte y están menos tiempo siendo Transportadas, además están menos tiempo y menos veces mamando, y Lloran menos, por lo que se las podría clasificar como crías con *Estilo Conductual Independiente*.

Segunda dimensión (PC2):

Las crías que más veces están en Contacto y durante más tiempo, son Transportadas más veces, Rechazan menos Transportes y realizan menos Forrajeo Visual, por lo que podríamos decir que son crías más *Dependientes*.

Tercera dimensión (PC3):

Las crías que menos tiempo y menos veces realizan Juego Solitario, son aquellas que realizan más tiempo Forrajeo Manual.

Cuarta dimensión (PC4):

Las crías que menos tiempo y menos Veces Juegan con otros individuos, menos veces realizan Forrajeo Manual y menos tiempo están Forrajeando Visualmente, por lo que serían crías más *Dependientes*.

En la Tabla XXXII se representan las variables más características para el *Estilo Conductual Dependiente-Independiente en crías*.

Tabla XXXII. Variables y Estilo Conductual Dependiente-Independiente en crías

| VARIABLE | MEDIDA | ESTILO CONDUCTUAL |
|-------------------------|---------------------|-----------------------------|
| Inicio Contacto | Frecuencia | <u>DEPENDIENTE</u> |
| Transporte | Frecuencia y Tiempo | |
| Solicitud de Transporte | Frecuencia | |
| Lloro (Squel) | Frecuencia | |
| Lactancia | Frecuencia y Tiempo | |
| Contacto | Frecuencia y Tiempo | |
| Final Contacto | Frecuencia | <u>INDEPENDIENTE</u> |
| Rechazo Transporte | Frecuencia | |
| Juego | Tiempo | |
| Forrajeo Visual | Frecuencia y Tiempo | |

Para observar cómo se comportan las crías de nuestro estudio (N=14) dentro del *Estilo Conductual Dependiente-Independiente*, se ha realizado análisis de Clúster, cuyas representaciones gráficas se pueden ver en las Figuras 6.11 y 6.12 (a, b).

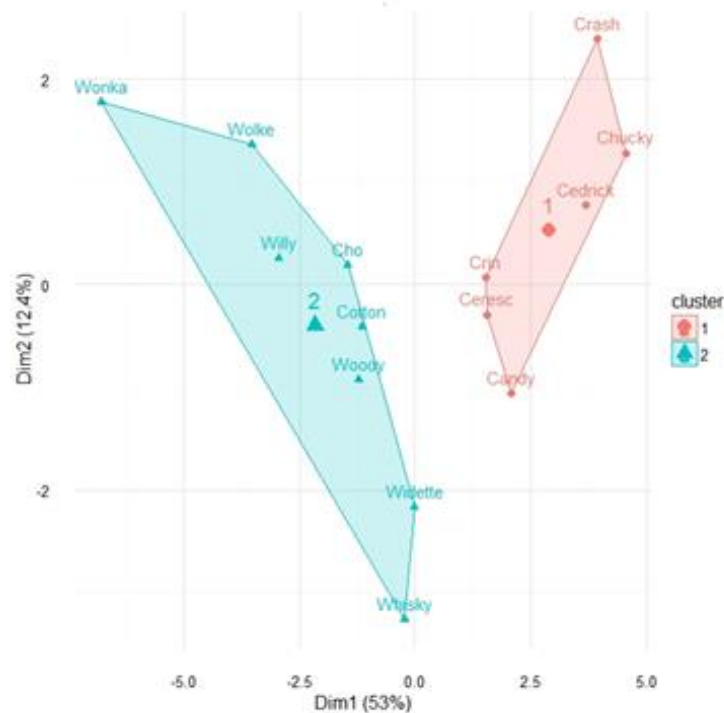


Fig 6.11. Gráfica de las primeras dos dimensiones del Estilo Conductual Dependiente-Independiente en crías

El gráfico de los Clúster de las dos primeras dimensiones (Fig 6.11) muestra que *Crin*, *Ceresc*, *Candy*, *Cedrick*, *Chucky* y *Crash* en la dimensión 1 (PC1) tienen puntuaciones positivas, por tanto, son los que más Finalizan Contactos y menos los Inician, menos tiempo son Transportados, menos lo Solicitan y más lo Rechazan, así mismo, maman menos veces y menos Lloran, por tanto, podríamos decir que son crías con *Estilo Conductual Independiente*. Por otro lado, *Wonka*, *Wolke*, *Willy*, *Cho*, *Cotton*, *Woody*, *Widette* y *Whisky* tienen valores negativos en la primera dimensión (PC1) por tanto, serían los que menos Finalizan y Rechazan Contactos y más los Inician, menos Rechazan y más Solicitan Transporte y más tiempo son Transportados, más tiempo y más veces maman y por último más Lloran, pudiéndoles definir, por tanto, como crías con *Estilo Conductual Dependiente*.

En la dimensión 2 (PC2) *Crin*, *Cedrick*, *Chucky*, *Crash*, *Wonka*, *Wolke*, *Willy* y *Cho* tienen valores positivos, siendo los que más veces y más tiempo están en Contacto y más veces son Transportados. Es decir, aunque *Crin*, *Cedrick*, *Chucky* y *Crash* los hayamos clasificado como *crías Independientes*, lo son menos que *Ceres* y *Candy*, ya que están más tiempo y más veces en Contacto y son más veces Transportadas. Del mismo modo,

Wonka, Wolke, Willy y Cho, son más *Dependientes* que *Cotton, Woody, Widette y Whisky*, ya que realizarían más este tipo de conductas y, además, estas últimas Forrajean Visualmente más.

(a)

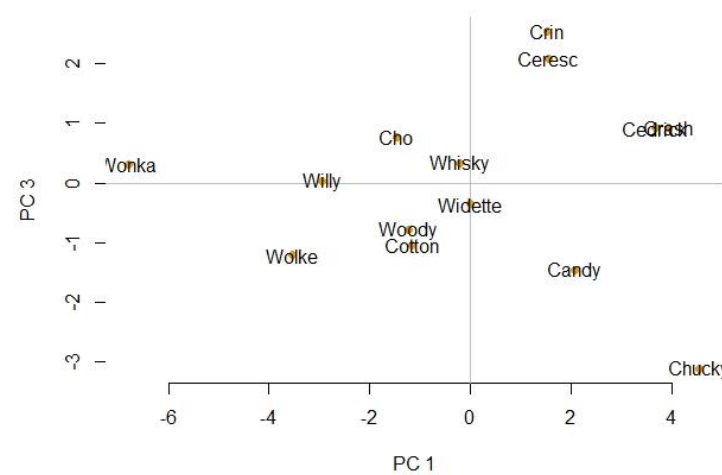


Fig 6.12. (a) Dimensiones 1 y 3 del Estilo Conductual Dependiente-Independiente en crías

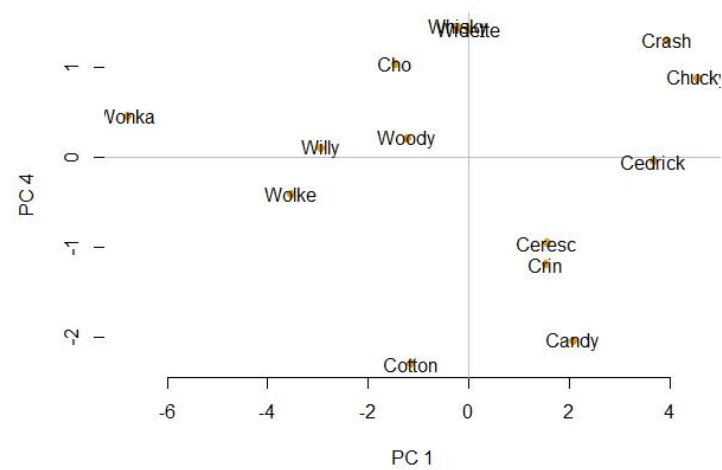


Fig 6.12. (b) Dimensiones 1 y 4 del Estilo Conductual Dependiente-Independiente en crías

Por otro lado, si nos basamos en la tercera dimensión (Fig 6.12a y Tabla XXX), *Whisky, Wonka, Cho, Whisky, Crin, Ceresc, Cedrick y Crash* tendrían puntuaciones positivas, por

lo que serían los individuos que más veces Juegan con otros miembros del grupo y más tiempo Forrajea Manualmente, mientras que *Woody, Widette, Chucky, Wolke, Candy* y *Cotton* serían los que más veces y más tiempo Juegan de forma Solitaria.

La información que obtenemos de la dimensión 4 (PC4) (Fig 6.12b y Tabla XXX) es que *Wolke, Cotton, Candy, Ceresc, Crin* y *Cedrick* dentro de su grupo, son las crías que más Rechazan Transporte, más tiempo Juegan, más veces realizan Forrajeo Manual, y más tiempo Forrajeo Visual.

Para valorar si el resultado de la clasificación de las crías en los *Estilos Conductuales Dependiente e Independiente* es adecuado, se ha procedido al análisis de El índice de Hinde de responsabilidad, cuyos resultados se pueden observar en la siguiente figura (Ver Fig 6.13).

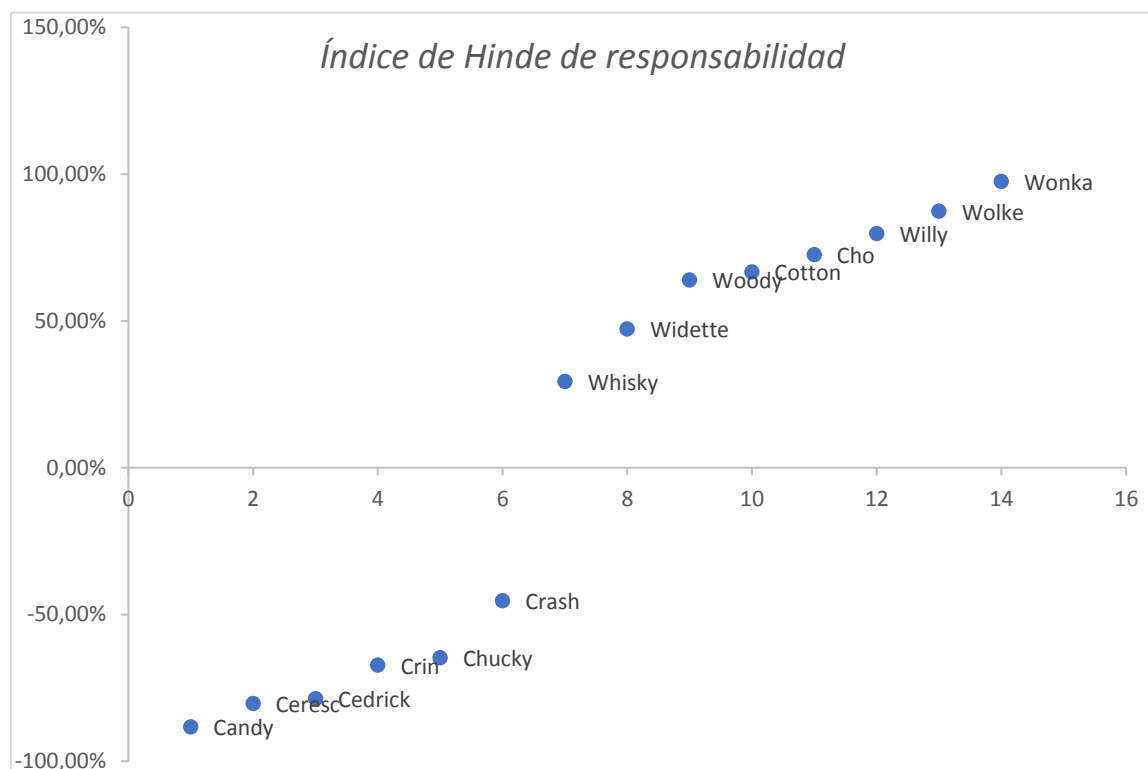


Fig 6.13 Gráfica de Índice de Hinde de Responsabilidad

Los resultados obtenidos, entre -100 y 100, indican que los *valores positivos* indican que la cría es la principal responsable del mantenimiento del Transporte y por tanto que sería más *Dependiente*.

En ese caso, y como podemos observar en a Figura 6.13, *Crash, Chucky, Cedrick, Crin, Ceres* y *Candy* serían más Independientes que *Whisky, Widette, Woody, Cotton, Cho, Willy, Wolke* y *Wonka* que serían mucho más Dependientes. Así mismo, el individuo más Independiente de todos sería *Candy* (-88,30%), y el más Dependiente *Wonka* (97,50%). Estos resultados concuerdan con la clasificación de las crías en relación a las dos primeras Dimensiones obtenidas en el anterior análisis (PC1 y PC2).

En la Tabla XXXIII podemos observar el resumen de los *Estilos Conductuales Dependiente-Independiente*.

Tabla XXXIII Resumen de los Estilos Conductuales Dependiente-Independiente en crías

| Individuo | Sexo | Índice de Hinde (%) | Estilo Conductual |
|-----------|--------|---------------------|-------------------|
| Candy | Hembra | -88,3 | Independiente ++ |
| Ceresc | Macho | -80,4 | Independiente ++ |
| Cedrick | Hembra | -78,7 | Independiente + |
| Crin | Macho | -67,3 | Independiente + |
| Chucky | Macho | -64,8 | Independiente + |
| Crash | Hembra | -45,4 | Independiente + |
| Whisky | Macho | 39,3 | Dependiente + |
| Widette | Hembra | 47,2 | Dependiente + |
| Woody | Hembra | 63,9 | Dependiente + |
| Cotton | Macho | 66,6 | Dependiente + |
| Cho | Macho | 72,5 | Dependiente ++ |
| Willy | Macho | 79,7 | Dependiente ++ |
| Wolke | Macho | 87,3 | Dependiente ++ |
| Wonka | Macho | 94,5 | Dependiente ++ |

6.4.2 Estilos Parentales y Estilos Conductual Dependiente-Independiente en Crías

Al comparar los estilos parentales de los progenitores con el estilo Dependiente-Independiente de las crías observamos que todas las crías que han sido clasificadas como *Dependientes* son hijas de parejas de progenitores con *Estilo Parental Protector* a excepción de *Cho*. Además, dentro de las crías categorizadas como *Independientes*, todas son hijas de parejas de progenitores con *Estilo Parental Rechazante*, a excepción de *Candy* que únicamente su *madre* es *Rechazante*. Observamos, además, que, *Crash*, *Chucky*, *Cedrick*, *Crin* y *Ceresc* son todos hijos de los mismos progenitores (*Cor* y *Fen*), clasificados inicialmente dentro del *Estilo Maternal y Paternal Rechazante* y *Wonka*, *Willy* y *Wolke* son hijos de los mismos progenitores (*Zep* y *West*) clasificados inicialmente dentro del *Estilo Maternal y Paternal Protector*.

Si nos fijamos en los descendientes de progenitores con Estilos Parentales opuestos, en general, las crías son *Dependientes* o *Independientes*, según el *Estilo Maternal*, (a excepción de *Cho* y *Cotton*) existiendo una relación entre el *Estilo Maternal Protector* y el *Estilo Conductual Dependiente*, y entre el *Estilo Maternal Rechazante* y el *Estilo Conductual Independiente*. Ver resumen en la Tabla XXXIV.

Tabla XXXIV: Relación de los Estilos Parentales de los Progenitores con los Estilos Conductuales de las crías
Dependiente-Independiente

| Crías | Sexo | Estilo Conductual | Padre | Estilo Paternal | Madre | Estilo Maternal |
|---------|--------|-------------------|-------|-----------------|-------|-----------------|
| Crash | Hembra | Independiente+ | Fen | Rechazante++ | Cor | Rechazante++ |
| Chucky | Macho | Independiente+ | Fen | Rechazante++ | Cor | Rechazante++ |
| Cedrick | Macho | Independiente+ | Fen | Rechazante++ | Cor | Rechazante++ |
| Crin | Macho | Independiente+ | Fen | Rechazante++ | Cor | Rechazante++ |
| Ceresc | Macho | Independiente++ | Fen | Rechazante++ | Cor | Rechazante++ |
| Cho | Macho | Dependiente++ | Fen | Rechazante++ | Cor | Rechazante++ |
| Willy | Macho | Dependiente++ | Zep | Protector ++ | West | Protector++ |
| Wonka | Macho | Dependiente++ | Zep | Protector++ | West | Protector++ |
| Wolke | Macho | Dependiente++ | Zep | Protector++ | West | Protector++ |
| Woody | Hembra | Dependiente+ | Zep | Protector++ | West | Protector++ |
| Cotton | Macho | Dependiente+ | Wonka | Protector+ | Crash | Rechazante+ |
| Candy | Hembra | Independiente++ | Wonka | Protector+ | Crash | Rechazante+ |
| Whisky | Macho | Dependiente+ | Cho | Rechazante+ | Wood | Protector+ |
| Widette | Hembra | Dependiente+ | Cho | Rechazante+ | Wood | Protector+ |

En general, todos los individuos que tienen una madre con *Estilo Maternal Rechazante*, van a ser más *Independientes* y todas las crías de madres con *Estilo Maternal Protector* tendrán crías *Dependientes* (A Excepción de Cho y Cotton, que ambos son *Dependientes* siendo hijos de una madre con *Estilo Maternal Rechazante*).

6.4.3 Estilo Conductual Sociable- No Sociable

Se procederá a el análisis de los componentes principales de las crías (N=14), los tres primeros meses postparto, para poder analizar su posible clasificación dentro de los *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable*. Primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XXXV).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 | PC5 | PC6 | PC7 |
|------------------------|--------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|
| Desviación Estándar | 25.442 | 16.752 | 14.301 | 122.793 | 113.497 | 0.96581 | 0.84649 |
| Proporción de Varianza | 0.3818 | 0.1651 | 0.1203 | 0.08869 | 0.07577 | 0.05487 | 0.04215 |
| Proporción Acumulada | 0.3818 | 0.5458 | 0.6661 | 0.75483 | 0.83060 | 0.88547 | 0.92762 |

Tabla XXXV. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XXXV, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indican siete dimensiones en concreto (N=14, Proporción acumulada $\geq 0,90$). En este caso, aunque la proporción acumulada de la cuarta dimensión no sea $\geq 0,90$, el valor de la Proporción de Varianza, nos indica que la sexta dimensión (0,05487) explica prácticamente lo mismo que la quinta (0,07577) por lo que se procederá al análisis detallado, únicamente, de las 5 primeras dimensiones. En la Tabla XXXVI observamos los resultados obtenidos:

Tabla XXXVI: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 | PC5 |
|------------------------|-------------|--------------|--------------|-------------|-------------|
| Recibe Agresión | 0.06257947 | 0.33099674 | -0.32563205 | -0.10689946 | -0.30752659 |
| Veces Agresión | 0.34054585 | -0.25914115 | -0.02775551 | -0.00491972 | -0.03180541 |
| Tiempo Espulgamiento | -0.01279078 | -0.314251156 | 0.48232474 | 0.38766110 | 0.14930320 |
| Veces Espulgamiento | 0.139029317 | -0.351400262 | 0.12035292 | 0.01453098 | 0.59383867 |
| Veces Juego | 0.23284140 | -0.336268454 | 0.23613848 | 0.09274295 | -0.32167311 |
| Tiempo Juego | 0.21711453 | -0.334561898 | 0.25426722 | 0.11975127 | -0.17305222 |
| Veces Juego Solitario | 0.31477364 | -0.25530618 | -0.08725695 | 0.25278698 | -0.00086168 |
| Tiempo Juego Solitario | 0.25214967 | 0.33821648 | 0.06328914 | -0.35147691 | 0.00533449 |
| Inicios Contactos | -0.37556433 | 0.121703598 | -0.18370018 | 0.44314136 | -0.09482957 |
| Fin Contactos | 0.33903202 | -0.08427785 | 0.02093579 | 0.13097219 | -0.02843056 |
| Veces Contactos | -0.08560398 | -0.39578093 | -0.23217032 | 0.33142480 | -0.00868361 |
| Tiempo Contactos | 0.21902361 | 0.15215602 | -0.191802195 | 0.25630582 | 0.30525592 |
| Tiempo Forrajeo Visual | 0.33265037 | -0.09558691 | -0.03615588 | 0.11702355 | -0.19677412 |
| Veces Forrajeo Visual | 0.27143399 | 0.10768286 | -0.38214790 | -0.03003391 | -0.18622668 |
| Tiempo Forrajeo Manual | 0.21946349 | 0.22330322 | 0.26163959 | -0.34502444 | -0.01726244 |
| Veces Forrajeo Manual | -0.20878569 | 0.17709166 | -0.04635471 | -0.31141759 | 0.08884373 |
| Inspección | 0.15026811 | 0.07703778 | 0.33879393 | -0.08941315 | 0.45976186 |

Primera dimensión (PC1):

Las crías que más Agreden, realizan más veces Juego Solitario, Finalizan más Contactos y están más tiempo Forrajeando Visualmente, siendo crías con *Estilo Conductual No Sociable*.

Segunda dimensión (PC2):

Las crías que más Agresiones Reciben, están menos tiempo y menos veces Jugando y menos veces en Contacto, por lo que podríamos decir que *son crías menos Sociables*

Tercera dimensión (PC3):

Las crías que más tiempo están Espulgando, son aquellas que menos veces Forrajea Visualmente, parece, por tanto, que son crías con *un Estilo Conductual Sociable*.

Cuarta dimensión (PC4):

Las crías que Inician más Contactos, menos tiempo Juegan de forma Solitaria y menos tiempo y menos veces realizan Forrajeo Manual, por lo que serían *crías más Sociables*.

Quinta dimensión (PC5):

Las crías que más veces Espulgan, están más tiempo en Contacto e Inspeccionan más veces a otros individuos, por lo que serían *crías más Sociables*.

En la Tabla XXXVII se representan las variables más características para el *Estilo Conductual Dependiente-Independiente en crías*.

Tabla XXXVII. Variables y Estilo Conductual Sociable-No Sociable en crías

| VARIABLE | MEDIDA | ESTILO CONDUCTUAL |
|------------------------|---------------------|---------------------------|
| Contacto | Frecuencia y tiempo | <u>SOCIABLE</u> |
| Juego Social | Frecuencia y tiempo | |
| Espulgamiento | Frecuencia y tiempo | |
| Inicio Contacto | Frecuencia | |
| Recibe Agresiones | Frecuencia | |
| Agresión | Frecuencia | <u>NO SOCIABLE</u> |
| Juego Solitario | Frecuencia y tiempo | |
| Forrajeo Visual | Frecuencia y tiempo | |
| Finalización Contactos | Frecuencia | |

Para observar cómo se comportan las crías de nuestro estudio (N=14) dentro del *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*, se ha realizado un análisis de Clúster, cuyas representaciones gráficas se pueden ver en las Figuras 6.14 y 6.15.

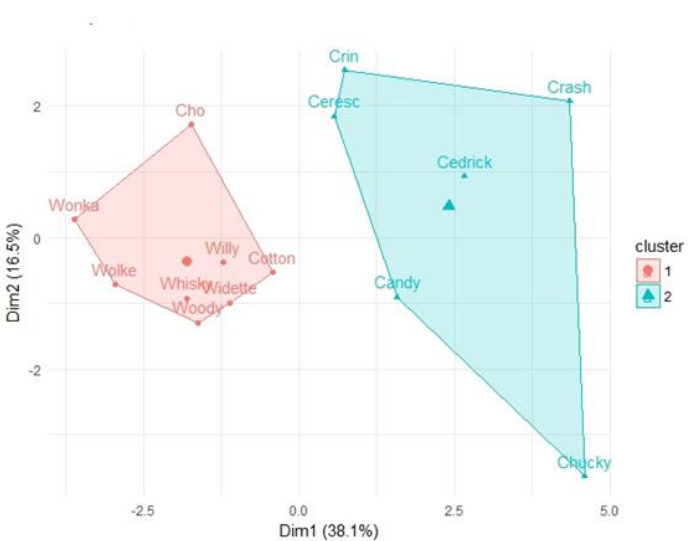


Fig 6.14 Gráfica de las primeras dos dimensiones de Estilo Conductual Sociable-No Sociable en crías

En la Figura 6.14 se puede observar que *Crin*, *Ceresc*, *Candy*, *Cedrick*, *Chucky* y *Crash* en la dimensión 1 (PC1) tienen puntuaciones positivas y, por tanto, son los que más Finalizan Contactos y más Agreden a otros individuos del grupo, más veces realizan Juego Solitario y Forrajean Visualmente más tiempo, por lo que podríamos clasificarlas como *crías* con un *Estilo Conductual No Sociable*. Por otro lado, *Wonka*, *Wolke*, *Willy*, *Cho*, *Cotton*, *Woody*, *Widette* y *Whisky*, tienen puntuaciones negativas en la PC1, siendo los que menos Agreden, menos Contactos finalizan, menos veces realizan Juego Solitario y menos Forrajean Visualmente, mostrando, por tanto, un *Estilo Conductual Sociable*.

En la dimensión 2 (PC2), observamos que *Crin*, *Cedrick*, *Cho*, *Ceresc*, *Crash* y *Wonka* tienen valores positivos, siendo los individuos que más Agresiones Reciben, menos Juego realizan y durante menos tiempo y menos veces están en Contacto, mientras que *Candy*, *Chucky*, *Wolke*, *Willy*, *Cotton*, *Woody*, *Widette* y *Whisky*, al tener puntuaciones negativas en la PC2, serían los que más veces y más tiempo Juegan con otros individuos del grupo, los que más veces están en Contacto y los que menos Agreden. Así, *Chucky* y *Candy*, aun teniendo un *Estilo Conductual No Sociable*, Juegan más que *Ceresc*, *Crin*, *Cedrick* y *Crash* y, por tanto serían un poco *más Sociables*.

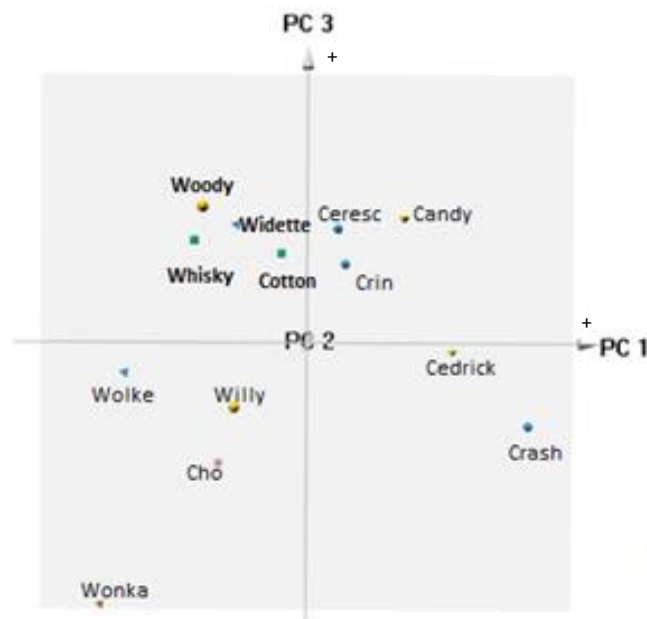


Fig 6.15. Gráfica de las dimensiones 1 y 3 con el Estilo Conductual Sociable-No Sociable en crías

Si observamos la dimensión 3 (PC3) (Fig. 6.15 y Tabla XXXVI), *Wolke, Willy, Cho, Wonka, Crash y Cedrick* tienen puntuaciones negativas siendo, por tanto, los individuos que más realizan Forrajeo Visual y menos tiempo Espulgan. El resto de los individuos tienen puntuaciones positivas, Espulgando más Tiempo y Forrajeando menos. Así mismo en la cuarta dimensión (PC4), *Wolke, Woody, Cotton, Crash y Candy* al tener puntuaciones positivas, son los individuos dentro de su grupo que más Inician Contacto, menos Juego Solitario realizan y menos Forrajean manualmente. El resto de las crías tienen puntuaciones negativas y, por tanto, dentro de su grupo Juegan de forma Solitaria durante más tiempo, y realizan más Forrajeo Manual. Por último, en la quinta dimensión (PC5), *Candy, Willy, Widette, Whisky y Crash* tienen puntuaciones positivas, siendo, por tanto, las crías que, dentro de su grupo, más veces Espulgan, más tiempo están en Contacto y más Inspeccionan a otros individuos. Por otro lado, *Wonka, Cho, Crin, Ceresc, Cedrick y Chucky* tienen puntuaciones negativas (los demás están sobre el cero), por lo que serían las crías que, dentro de su grupo, menos veces Espulgan, menos tiempo están en Contacto y menos Inspeccionan.

En la Tabla XXXVIII se puede observar la clasificación de cada una de las crías dentro de su *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*:

Tabla XXXVIII. Crías y Estilo Conductual Sociable-No Sociable

| SEXO | NO SOCIABLE | SOCIABLE | SEXO |
|--------|-------------------|-------------------|--------|
| Hembra | Crash ++ | Widette ++ | Hembra |
| Macho | Chucky + | Cotton ++ | Macho |
| Hembra | Candy + | Wolke ++ | Macho |
| Macho | Crin ++ | Whisky ++ | Macho |
| Macho | Ceresc ++ | Wonka + | Macho |
| Hembra | Cedrick ++ | Woody ++ | Hembra |
| | | Cho + | Macho |
| | | Willy ++ | Macho |

6.4.4 Estilo Conductual Nervioso-Relajado

Se procederá a el análisis de los componentes principales de las crías (N=14), los tres primeros meses postparto, para poder analizar su posible clasificación dentro de los *Estilos Conductuales Nervioso-Relajado*. Primero obtenemos el valor de la Proporción Acumulada y Proporción de Varianza (Tabla XXXIX).

| | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 | PC5 | PC6 |
|------------------------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|
| Desviación Estándar | 20.056 | 0.9660 | 0.75277 | 0.51044 | 0.41366 | 0.21434 |
| Proporción de Varianza | 0.6704 | 0.1555 | 0.09444 | 0.04342 | 0.02852 | 0.00766 |
| Proporción Acumulada | 0.6704 | 0.8260 | 0.92040 | 0.96382 | 0.99234 | 1 |

Tabla XXXIX. Valor de proporción acumulada y Proporción de Varianza de cada dimensión

Como se puede observar en la Tabla XXXIX, los datos de proporción de varianza o de proporción acumulada nos indican tres dimensiones en concreto (N=14, Proporción acumulada $\geq 0,90$). Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla XL.

Tabla XL: Resultado análisis componentes principales

| | PC1 | PC2 | PC3 |
|--------------------------|-------------|-------------|-------------|
| Veces Forrajeo Visual | -0.35050728 | 0.65915780 | -0.17530797 |
| Marcajes | 0.44252326 | -0.17200994 | -0.24734546 |
| Llora | 0.33187148 | -0.71083948 | -0.03710747 |
| Tiempo AutoEspulgamiento | -0.44428925 | 0.17460615 | 0.48617775 |
| Veces AutoEspulgamiento | -0.46223951 | -0.01177347 | -0.25965183 |
| Vigilancia | -0.40015097 | -0.00220621 | 0.69391860 |

Primera dimensión (PC1):

Las crías que más Marcan, son las que menos veces se Autoespulgan, y por tanto, podríamos categorizarlas dentro del *Estilo Conductual Nerviosas*.

Segunda dimensión (PC2):

Los que más Veces Forrajean Visualmente, menos Lloran, siendo crías con *Estilo Conductual Relajado*.

Tercera dimensión (PC3):

Las crías que más Tiempo se están Autoespulgando, son aquellas que más Vigilan siendo crías con *Estilo Conductual Relajadas*.

En la tabla XLI se representan las variables más características para el *Estilo Conductual Nervioso-Relajado en machos*.

Tabla XLI. Variables y Estilo Conductual Nervioso-Relajado en crías

| VARIABLES | MEDIDA | ESTILO CONDUCTUAL |
|----------------|------------|------------------------|
| Marcaje | Frecuencia | <u>NERVIOSO</u> |
| Llanto (Squel) | Frecuencia | |

Para observar cómo se comportan las crías de nuestro estudio (N=14) dentro del *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, se ha realizado un análisis de Clúster, de las dos primeras dimensiones cuya representación gráfica se puede ver en la Figura 6.16.

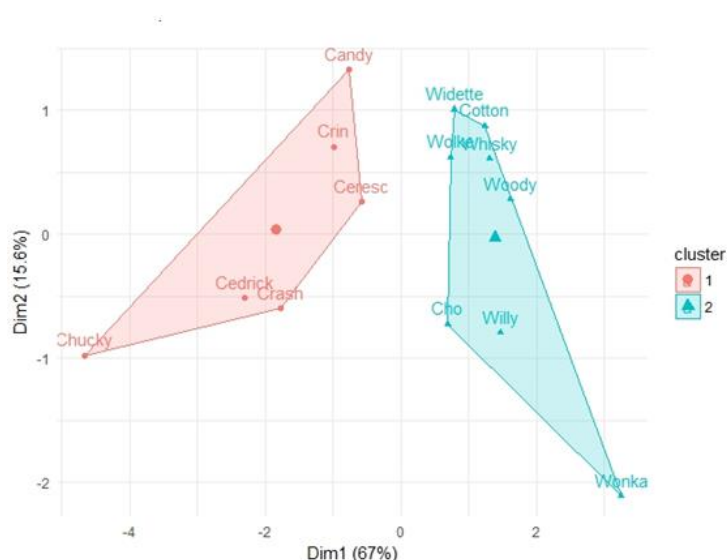


Fig 6.16 Gráfica de las dos primeras dimensiones para el Estilo Conductual Nervioso-Relajado en las crías

El gráfico de las dos primeras dimensiones (Fig 6.16) se observa que *Crin*, *Ceresc*, *Candy*, *Cedrick*, *Chucky* y *Crash* en la dimensión uno (PC1) tienen puntuaciones negativas y, por tanto, son los que se Autoespulgan más tiempo y más veces, pero además Vigilan y

Forrajean Visualmente más, por otro lado, Marcan y Lloran menos, por lo que, podríamos clasificarlos como crías con *Estilo Conductual Relajado*. Por tanto, *Wonka, Wolke, Willy, Cho, Cotton, Woody, Widette y Whisky*, serían aquellas crías que Vigilan y se AutoEspulgan menos, pero, por otro lado, Lloran y Marcan con mayor frecuencia, pudiéndolas categorizar como crías con *Estilo Conductual Nervioso*.

Por otro lado, al observar la dimensión 2 (PC2) *Candy, Crin, Ceresc, Widette, Cotton, Wolke, Whisky y Woody* tendrían puntuaciones positivas siendo por tanto los que más Forrajean Visualmente. Así mismo, *Wonka, Willy, Cho, Crash, Cedrick y Chucky* tienen puntuaciones negativas en la PC2, siendo los individuos que más Lloran.

En la Tabla XLII se puede observar la clasificación de cada una de las crías dentro de su *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*:

Tabla XLII. Crías y Estilo Conductual Nervioso-Relajado

| SEXO | NERVIOSO | RELAJADO | SEXO |
|--------|------------------|------------------|--------|
| Hembra | Widette + | Crash + | Hembra |
| Macho | Cotton + | Chucky + | Macho |
| Hembra | Wolke + | Candy ++ | Macho |
| Macho | Whisky + | Crin ++ | Macho |
| Macho | Wonka ++ | Ceresc ++ | Macho |
| Hembra | Woody + | Cedrick + | Hembra |
| | Cho ++ | | Macho |
| | Willy ++ | | Macho |

6.4.5 Relación Estilos Conductuales de las crías

En general todas las crías categorizadas como *Independientes*, posteriormente se han clasificado como *Relajadas* y *No Sociables*, por tanto, parece que existe una relación entre estos Estilos Conductuales.

Así mismo, aquellas clasificadas como crías *Dependientes*, se ha observado que poseen *Estilos Conductuales Nervioso y Sociable*. En la siguiente Tabla XLIII podemos observar un resumen de los Estilos Conductuales de cada cría.

Tabla XLIII. Crías Estilos Conductuales

| Individuo | Sexo | Independiente-Dependiente | Sociable-No Sociable | Nervioso-Relajado |
|-----------|------|---------------------------|----------------------|-------------------|
| Crash | H | Independiente + | No Sociable ++ | Relajado + |
| Chucky | M | Independiente + | No Sociable + | Relajado + |
| Candy | H | Independiente ++ | No Sociable + | Relajado ++ |
| Crin | M | Independiente + | No Sociable ++ | Relajado ++ |
| Ceresc | M | Independiente ++ | No Sociable ++ | Relajado ++ |
| Cedrick | H | Independiente + | No Sociable ++ | Relajado + |
| Widette | H | Dependiente + | Sociable ++ | Nervioso + |
| Cotton | M | Dependiente + | Sociable ++ | Nervioso + |
| Wolke | M | Dependiente ++ | Sociable ++ | Nervioso + |
| Whisky | M | Dependiente ++ | Sociable ++ | Nervioso + |
| Woody | H | Dependiente + | Sociable ++ | Nervioso + |
| Cho | M | Dependiente ++ | Sociable + | Nervioso ++ |
| Willy | M | Dependiente ++ | Sociable ++ | Nervioso ++ |
| Wonka | M | Dependiente ++ | Sociable + | Nervioso ++ |

6.5 Relación Estilos Parentales, Estilos Conductuales de los Progenitores y de las crías

Si observamos los Estilos Conductuales de las crías, en general, todas aquellas que han sido categorizadas como *Dependientes*, son individuos con *Estilo Conductual Sociable*, y *Nervioso* durante su periodo de cría. Así mismo, todas aquellas clasificadas como *Independientes*, tienen *Estilos Conductuales No Sociables y Relajados* durante el periodo cría.

Cabe destacar, que cuando algunas crías han sido analizadas en el periodo adulto (*Crash*, *Wonka*, *Woody* y *Cho*), desde el punto de vista de progenitor, no todas mantienen los mismos *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado*, por ejemplo *Cho*, en el periodo cría se le ha descrito como *Sociable*, y en el periodo adulto como *No Sociable*, *Wonka* en el periodo cría es *Nervioso* y en el periodo adulto *Relajado*, *Crash* en el periodo cría es *Relajada* y cuando es adulta ha sido categorizada como *Nerviosa*, y por último *Woody* cuando era cría fue clasificada como *Nerviosa* y ya siendo adulta como *Relajada*.

Por otro lado, aunque en general, parejas de progenitores con *Estilo Parental Rechazante*, tienen descendientes, que en el periodo cría se les ha clasificado como, *Independientes*, *No Sociables y Relajados*, y parejas con *Estilo Parental Protector* tienen descendientes *Dependientes*, *Sociables y Nerviosos*, hemos encontrado una excepción. En la Tabla XLII podemos observar que *Cho* aun siendo hijo de una pareja *Rechazante* tiene *Estilo Conductual de tipo Dependiente, Sociable y Nervioso* todo lo contrario, a lo esperado.

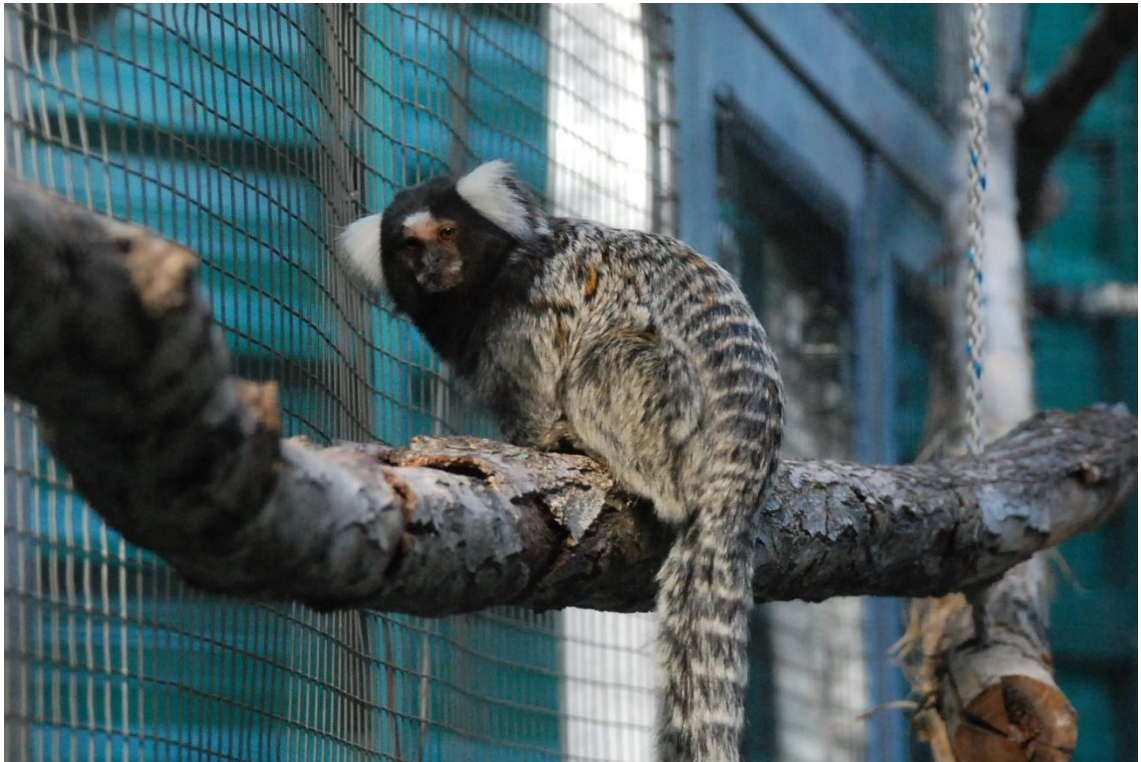
Cuando nos encontramos parejas de progenitores con Estilos Conductuales opuestos, en las cuales un miembro es *Protector* y el otro *Rechazante*, normalmente el *Estilo Conductual* de las crías, durante su periodo de cría, es dependiente del *Estilo Maternal*. Por tanto, *madres Rechazantes*, *No Sociables y Nerviosas* tendrán crías *Independientes*, *No Sociables y Relajadas*. Así mismo, como se puede observar en la Tabla XLII hemos encontrado una excepción en el caso de *Cotton*, el cual es *Dependiente, Sociable y*

Nervioso, aun siendo descendiente de una madre con *Estilo Maternal Rechazante*, *No Sociable y Nerviosa*.

En la Tabla XLIV están todos los resultados resumidos.

Tabla XLIV. Resumen de resultados Estilos Paternales y Estilos Conductuales de progenitores y crías

| Crías | Sexo | Estilo Conductual | Hinde | Sociable | Nervioso | Madre | Nervioso* | Sociabilidad | Hinde transp | Estilo parental | Padre | Nervioso | Sociabilidad | Estilo parental | Hinde transp |
|----------------|------|-------------------|-------|----------------|-------------|-------|-------------|----------------|--------------|-----------------|-------|-------------|--------------|-----------------|--------------|
| Crash | H | Independiente+ | -45,5 | no sociable ++ | relajado + | Cor | Nervioso ++ | no sociable ++ | 93,7 | Rechazante ++ | Fen | Nervioso ++ | No soc + | Rechazante ++ | 73,6 |
| Chucky | M | Independiente+ | -64,8 | no sociable + | Relajado + | Cor | Nervioso ++ | no sociable ++ | 93,7 | Rechazante ++ | Fen | Nervioso ++ | No soc + | Rechazante ++ | 73,6 |
| Cedrick | H | Independiente+ | -78,7 | no sociable + | Relajado + | Cor | Nervioso ++ | no sociable ++ | 93,7 | Rechazante ++ | Fen | Nervioso ++ | No soc + | Rechazante ++ | 73,6 |
| Crin | M | Independiente+ | -67,3 | no sociable + | relajado ++ | Cor | Nervioso ++ | no sociable ++ | 93,7 | Rechazante ++ | Fen | Nervioso ++ | No soc + | Rechazante ++ | 73,6 |
| Ceresc | M | Independiente++ | -80,4 | no sociable + | Relajado ++ | Cor | Nervioso ++ | no sociable ++ | 93,7 | Rechazante ++ | Fen | Nervioso ++ | No soc + | Rechazante ++ | 73,6 |
| Cho | M | Dependiente++ | 72,5 | sociable + | Nervioso ++ | Cor | Nervioso ++ | no sociable ++ | 93,7 | Rechazante ++ | Fen | Nervioso ++ | No soc + | Rechazante ++ | 73,6 |
| Willy | M | Dependiente++ | 79,7 | sociable ++ | Nervioso ++ | West | Relajado + | Sociable ++ | 45,6 | Protector ++ | Zep | Relajado ++ | sociable ++ | Protector ++ | 10,3 |
| Wonka | M | Dependiente++ | 94,5 | sociable + | Nervioso ++ | West | Relajado + | Sociable ++ | 45,6 | Protector ++ | Zep | Relajado ++ | sociable ++ | Protector ++ | 10,3 |
| Wolke | M | Dependiente++ | 87,3 | sociable + | Nervioso + | West | Relajado + | Sociable ++ | 45,6 | Protector ++ | Zep | Relajado ++ | sociable ++ | Protector ++ | 10,3 |
| Woody | H | Dependiente+ | 63,9 | sociable ++ | Nervioso + | West | Relajado + | Sociable ++ | 45,6 | Protector ++ | Zep | Relajado ++ | sociable ++ | Protector ++ | 10,3 |
| Cotton | M | Dependiente+ | 66,6 | sociable ++ | Nervioso + | Crash | Nervioso + | no sociable + | 75,6 | Rechazante + | Wonka | Relajado + | Sociable + | Protector + | 32,9 |
| Candy | H | Independiente++ | -88,3 | no sociable + | Relajado ++ | Crash | Nervioso + | no sociable + | 75,6 | Rechazante + | Wonka | Relajado + | Sociable + | Protector + | 32,9 |
| Whisky | M | Dependiente+ | 39,3 | sociable ++ | Nervioso + | Wood | Relajado ++ | sociable + | 56,2 | Protector + | Cho | Nervioso + | No soc ++ | Rechazante + | 60,2 |
| Widette | H | Dependiente+ | 47,2 | sociable ++ | Nervioso + | Wood | Relajado ++ | sociable + | 56,2 | Protector + | Cho | Nervioso + | No soc ++ | Rechazante + | 60,2 |



-----DISCUSIÓN-----

7. DISCUSIÓN

Aunque el vínculo madre-cría se ha descrito como la relación más importante en la vida de un primate (Harlow y Suomi, 1971), encontrándose diferencias en cada una de las especies (Martin, 2000), cabe destacar que, en general, el cuidado parental favorece la *eficacia biológica* de la descendencia (Clutton-Brock, 1991) ya que, los descendientes no podrían sobrevivir sin cuidado por parte de, al menos, alguno de los progenitores (Repetti y cols., 2002). En determinados estudios de campo se han encontrado diferencias en el comportamiento de las madres dentro de la misma especie, donde estas diferencias en su comportamiento hacia las crías fueron atribuidas a su temperamento y personalidad, dando lugar a una clasificación en distintos *Estilos Maternales: madres Rechazantes y madres Protectoras* (Rowell y col, 1968; Hinde y Spencer-Booth, 1971; Struchsaker, 1971; Rosenblum, 1971; Nash, 1978; Altmann, 1980). Así mismo, otros estudios han podido determinar que los niveles de cuidado por parte del padre son similares a los de la madre (*Microtus ochrogaster*: Bamshad y cols., 1994). Por tanto, se ha propuesto que la crianza por parte de los padres podría contribuir al desarrollo social y a la regulación de las emociones de la cría (Becker y cols., 2007; Gos y cols., 2008). Además, estudios enfocados hacia la calidad del cuidado parental, han observado que, exceptuando la Lactancia, los padres muestran el mismo repertorio conductual hacia las crías que las madres (Braun y Champagne, 2014). Como en los calitrícidos, a diferencia del resto de primates, y en particular la especie *C. jacchus*, se presenta un sistema de *crianza cooperativa*, en el cual todos los individuos del grupo colaboran en el cuidado de las crías (Snowdon, 1996), en este caso, será importante no sólo el vínculo existente entre la madre y la cría sino, también, el existente entre todos los individuos del grupo y la propia cría (Gittleman, 1987; Emlen, 1991; *S. oedipus*: Washabaugh, Snowdon y Ziegler, 2001; *C. jacchus*: Yamamoto, Albuquerque, Lopes y Ferreira, 2007). Y en este caso, además, se ha observado que los padres tienen un papel fundamental en el cuidado de las crías ya que se les ha descrito como el transportador principal de las mismas (Box, 1977; Ingram, 1977; Rothe y cols., 1993; Santos y cols., 1997). Por tanto, basándonos, en los trabajos realizados por Simpson y Howe (1980), Tanaka (1989), Schino y cols (1995), Fairbanks (1996) y Maestripieri (1998), uno de los

objetivos del presente trabajo era la clasificación de ambos progenitores de 4 parejas de *C. jacchus* dentro de los Estilos Parentales: *Rechazantes* y *Protectores*.

ESTILOS PARENTALES

Debido a que los cuidados parentales que pueden desempeñar madres y padres pueden diferir tanto cuantitativa como cualitativamente, que las diferencias de cuidado hacia las crías pueden deberse a diferencias individuales en el temperamento y personalidad de los individuos (Fairbanks, 1996), que estas diferencias individuales en el comportamiento hacia las crías deberían ser consistentes a lo largo del tiempo e incluso entre crías diferentes (Maestripieri, 2011), y viendo además que la influencia que éstos pueden ejercer en las crías también puede ser distinto, el estudio de los Estilos parentales se abordó diferenciando madres y padres.

- **Estilos Maternales**

Como ya hemos mencionado, en este estudio y basándonos en los trabajos realizados por Simpson y Howe (1980), Tanaka (1989), Schino y cols (1995), Fairbanks (1996) y Maestripieri (1998), se ha procedido a la categorización de 4 madres de *C. jacchus* dentro de los siguientes *Estilos Maternales*: *madres Rechazantes* y *madres Protectoras*.

Las *madres Rechazantes* han sido descritas en diversos estudios como aquellas que muestran pocas conductas Afiliativas y altas tasas de Rechazos hacia las crías, mientras que las *madres Protectoras* serían aquellas que muestran muchas conductas Afiliativas como Juego, Espulgamiento, Contacto y Proximidad, con bajas tasas de Rechazo hacia las crías (Maestripieri, 2001; *Macaca silenus*: Rouff, Sussman y Strube, 2005). En nuestro caso, al analizar las conductas que realizaban las madres durante el período en el que las crías eran dependientes para establecer los posibles *Estilos Maternales*, se observó que el Transporte, la Solicitud de Transporte, el Espulgamiento, el Juego, el Contacto, la Inspección y la Lactancia estaban correlacionadas positivamente entre ellas y que, por tanto, al igual que en estudios previos, se relacionarían con el *Estilo Maternal Protector*, ya que representan altas tasas de cuidados y de conductas Afiliativas. Es decir, las madres con un *Estilo Maternal Protector* Solicitan más Transporte, por lo que Transportan más veces y durante más tiempo, dan de mamar más a las crías y las

Inspeccionan más. Así mismo, y en relación con las conductas Afiliativas, estas madres Espulgan a las crías más tiempo, Juegan más veces y más tiempo con ellas, además de Iniciar más veces el Contacto y estar más veces y más tiempo en Contacto con ellas. A estas características habría que añadir el hecho de que se ha observado que las madres con este *Estilo Maternal*, Rechazan menos las Solicitudes de Transporte por parte de las crías, Finalizan menos Contactos y Agreden menos a las mismas, lo que confirmaría las bajas tasas de rechazo que presentan estas madres. Por el contrario, las madres que presenten mayores tasas de rechazo medidas a través de las Agresiones a sus crías, las rupturas de Contactos y los Rechazos de Transporte, serán las que presenten un *Estilo Maternal Rechazante*. Estos resultados también coincidirían con los observados en los estudios de Hinde y Spencer-Booth (1971) donde se describía que *madres Protectoras* manifestaban altas frecuencias de Contacto, de Amamantamiento y Espulgamiento hacia la cría, y las *madres Permisivas o más Rechazantes* un aumento en las Rupturas de Contacto y Rechazos de Amamantamiento. Así podríamos considerar que las altas tasas de conductas Afiliativas que la madre dirige hacia sus crías estarían correlacionadas con un *Estilo Maternal Protector*.

Una vez definido qué conductas se relacionan con los en el tití común, observamos que, de las 4 hembras estudiadas, 2 se pudieron categorizar como *madres Protectoras* y otras 2 como *madres Rechazantes*. En concreto, y como resultado de la clasificación de las hembras según la primera dimensión del análisis (PC1), observamos que, *Westin (West2)* y *Woody (Wood3)*, eran las hembras que más veces y más tiempo Transportaban, Espulgaban, Jugaban, Iniciaban más Contactos, estando más veces y durante más tiempo en Contacto, realizaban más Inspecciones ano-genitales, y daban más de mamar a las crías, siendo, por tanto, las madres con *Estilo Maternal Protector*. Por el contrario, *Corina (Cor2)* y *Crash (Crash2)* Agredían más a las crías y Rechazaban más el Transporte, por lo que se las definió como las madres con *Estilo Maternal Rechazante*. Sin embargo, y atendiendo a la clasificación de las hembras en función de la segunda dimensión (PC2), vimos que tanto para las *madres Protectoras* como para las *Rechazantes* se podían encontrar diferencias conductuales. Así, observamos que *Westin* Solicitaba más Transporte, daba más de mamar y estaba más veces en Contacto que *Woody*, es decir, *Westin* sería más *Protectora* que *Woody*. Del mismo modo, en el caso de las madres

categorizadas como *Rechazantes*, observamos que *Corina* Finalizaba más Contactos con las crías y estaba menos veces en Contacto con ellas, Solicitaba menos Transporte y las daba de mamar menos que *Crash*, es decir, *Corina* sería más *Rechazante* que *Crash*. Estas diferencias conductuales que observamos entre las hembras categorizadas dentro del mismo *Estilo Maternal* podrían ser debidas a la existencia de más de dos *Estilos Maternales*. Varios autores como Simpson y Howe, (1980), Tanaka (1989), Schino y cols., (1995), Fairbanks (1996) y Maestriperi (1998) describieron cuatro tipos de *Estilos Maternales*: (1) *madres Controladoras*, (2) *madres Protectoras*, (3) *madres Rechazantes* y (4) *madres liberales*. Según los citados autores las *madres Controladoras* se caracterizarían por ser muy *Protectoras* y *Rechazantes*, por lo que mostrarían altas tasas de conductas Afiliativas y altas tasas de rechazo hacia las crías. Las *madres Protectoras* serían muy *Protectoras* y poco *Rechazantes*, mostrando muchas conductas Afiliativas y bajas tasas de Rechazo hacia las crías. Las *madres Rechazantes* serían muy poco *Protectoras* y muy *Rechazantes*, por lo que las conductas Afiliativas serían bajas y los Rechazos hacia las crías altos. Por último, las *madres liberales* serían aquellas muy poco *Protectoras* y poco *Rechazantes*, mostrando pocas conductas Afiliativas y bajas tasas de Rechazos hacia las crías (Maestriperi, 2001; *Macaca silenus*: Rouff, Sussman y Strube, 2005). Si nos fijamos en la categorización según la protección de las madres hacia las crías de estos Estilos Maternales, las *madres Controladoras* y *Protectoras* serían ambas muy *Protectoras* mientras que, por el contrario, las *madres Rechazantes* y *Liberales* serían poco *Protectoras*. Las hembras de nuestro estudio clasificadas como *Protectoras*, *Westin* y *Woody*, tal y como se ha mencionado anteriormente, aunque ambas muestran una alta tasa de conductas Afiliativas y baja de Rechazo hacia las crías, muestran diferencias en el grado de realización de estas conductas Afiliativas y de cuidado, siendo *Woody* la que presenta tasas de conductas Afiliativas más bajas y de Rechazo más altas. Por esta razón podríamos definir a *Westin* como *madre Protectora* y a *Woody* como *madre Controladora*. Por otro lado, las hembras de nuestro estudio categorizadas como *Rechazantes*, también muestran diferencias entre ellas en las tasas de conductas Afiliativas y Rechazantes hacia las crías, observándose que *Corina* presenta mayores tasas de Rechazo (ya que es la que más Contactos Finaliza) y menos Afiliación con las crías, por lo que podría presentar un perfil de *madre Rechazante*, mientras que *Crash*

al presentar tasas algo más altas de conductas Afiliativas y menos tasas de conductas Rechazantes podría clasificarse como *Liberal*.

Por otro lado, también hay que tener en cuenta que las 4 hembras estudiadas no eran independientes entre sí, puesto que 2 de ellas, *Westin* y *Corina*, eran madres de las otras dos, *Woody* y *Crash* (*Westin* madre de *Woody* y *Corina* madre de *Crash*). Así podemos observar que cada pareja de hembras categorizada en cada uno de los Estilos Maternales coincide con las parejas madre-hija (*Westin*-*Woody*, *Protectoras* y *Corina*-*Crash*, *Rechazantes*). Aunque no podemos discernir si la similitud encontrada entre dichas hembras se debe a factores genéticos o de aprendizaje, ya que el tamaño de la muestra es pequeño y no se han realizado estudios longitudinales, nuestros resultados estarían en consonancia con los encontrados en estudios previos donde se observó que, los Estilos Conductuales de las crías y sus rasgos fisiológicos son altamente heredables (Suomi, 1996) existiendo, además, factores genéticos que pueden influir en su carácter. Así mismo, cabe destacar que *Westin*-*Woody* podríamos decir que se parecen conductualmente más entre ellas que *Crash* y *Corina*, ya que la distancia que las separa en el Clúster es menor, quizás esto se debe al grado de dependencia de las crías, es decir, crías que sean más *Dependientes*, estarán más tiempo con su madre y/o padre, por tanto, el aprendizaje que puede derivar por parte de sus progenitores, puede que sea mayor, y por tanto, el parecido, madre e hija en este caso, es mayor. *Woody* en su categorización durante el período de cría ha resultado con un estilo Dependiente, por tanto, pasará mucho más tiempo con sus progenitores, pudiendo existir en este caso, como ya se ha mencionado un aprendizaje mayor por parte de esta.

- **Estilos Paternales**

El cuidado paternal es menos común, aunque donde se da en mayor proporción dentro de los mamíferos es en los primates (Kleiman y Malcom, 1981), principalmente en algunos Primates del Nuevo Mundo (Snowdon y Suomi, 1982). Como determinados estudios previos han demostrado que los niveles de cuidado por parte del padre, pueden

ser similares a los de la madre (*Microtus ochrogaster*: Bamshad y cols., 1994), y que exceptuando la Lactancia, los padres y las madres muestran repertorios conductuales similares hacia las crías (Braun y Champagne, 2014), se ha procedido a la clasificación de los padres, dentro de los mismos Estilos Parentales utilizados para las madres, denominándolos en este caso Estilos Paternales: *padres Rechazantes* y *padres Protectores* (Simpson y Howe, 1980; Tanaka, 1989; Schino y cols., 1995; Fairbanks, 1996; Maestripieri, 1998)

Al igual que para el caso de las madres, los *padres Rechazantes* serían aquellos que muestren pocas conductas Afiliativas y altas tasas de Rechazos hacia las crías, mientras que los *padres Protectores*, aquellos que muestren muchas conductas Afiliativas hacia las crías, sobre todo determinadas conductas de cuidado como el Transporte, ya que en estudios previos se les ha descrito como el transportador principal (Box, 1977; Ingram, 1977; Rothe y cols., 1993; Santos y cols., 1997 y Schradin y cols., 2003; Alonso, 2009) y bajas tasa de rechazos. En nuestro estudio, al analizar las conductas que realizaban los 4 padres durante el período en el que las crías eran dependientes para establecer los posibles *Estilos Paternales*, se observó que las conductas principales que describen el *Estilo Paternal Protector* son el Transporte, la Solicitud de Transporte, los Inicios de Contactos y la Inspección. Es decir, los padres con un *Estilo Paternal Protector* Inician más Contactos, Solicitan más Transporte, por lo que Transportan más veces, y durante más tiempo, e Inspeccionan más a las crías. Así mismo, se ha observado que los padres con este *Estilo Paternal*, Espulgan menos tiempo a las crías y Juegan menos veces, lo que podría ser debido a que los padres cuando están Transportando, principalmente se encargan de realizar este tipo de conducta y no disponen de tiempo para realizar otras conductas dirigidas hacia las crías de manera prioritaria. Esto se correspondería con estudios previos, donde ya se observó que, en el marmosete común, principalmente durante el primer mes de vida de la cría, los padres Transportaban más tiempo que las madres (Alonso, 2011) y observándose, en general, que el porcentaje de Transporte por parte de los padres era significativamente mayor que el de las madres (Box, 1977; Ingram, 1977; Rothe y cols., 1993; Santos y cols., 1997 y Schradin y cols., 2003; Alonso, 2011). A estas características habría que añadir el hecho de que se ha observado que los padres con este *Estilo Paternal*, Rechazan menos las Solicitudes de Transporte

confirmando, por tanto, las bajas tasas de rechazo que presentan estos padres. Así mismo, otras conductas como la Agresión y las Finalizaciones de Contacto están correlacionadas con el *Estilo Paternal Rechazante*, siendo los padres con este *Estilo Parental* los que más Agreden a las crías y más Finalizan Contactos con ellas. Además, estos padres Juegan, Espulgan y Contactan menos con las crías, por tanto, estas tres conductas también estarían correlacionadas con un *Estilo Paternal* de tipo *Protector* (los padres que más Juegan, más Espulgan y más están en Contacto, serían más *Protectores*). Esto nos podría indicar que los padres categorizados como *Protectores*, cuando no están Transportando a la cría, realizan otro tipo de conductas Afiliativas hacia ellas, confirmando lo observado en estudios previos, donde se observó que el padre también se involucra en el Juego y la socialización, incluyendo Inspecciones ano-genitales, Espulgamientos y Marcajes, que contribuyen al desarrollo y a la integración social de la cría (Braun y Champagne, 2014).

Si comparamos el tipo de conductas Afiliativas que las madres con *Estilo Maternal Protector* dedican a las crías, con los padres categorizados como *Protectores*, observamos que, aunque en general son las mismas, las conductas más significativas en los padres son el Transporte, la Solicitud de Transporte y la Inspección y en el caso de las hembras hay más variedad siendo Transporte, Contactos, Inicios de Contacto, Juego, Inspección y Espulgamiento todas muy significativas. La principal razón, como ya hemos mencionado, es que en otros estudios ya se ha observado que el padre es el transportador principal (Box, 1977; Ingram, 1977; Rothe y cols., 1993; Santos y cols., 1997 y Schradin y cols., 2003; Alonso, 2011) y, por tanto, mientras transporta no podría realizar otro tipo de conductas Afiliativas hacia las crías. En el caso de las hembras al transportar menos a las crías podrían dedicarse a realizar otro tipo de conductas Afiliativas hacia ellas.

Una vez definidas las conductas relacionadas con los Estilos Paternales en el marmosete común, observamos que, de los 4 machos estudiados, 2 se pudieron categorizar como *padres Protectores* y otros 2 como *padres Rechazantes*. En concreto, y como resultado de la clasificación de los machos según la primera dimensión del análisis (PC1), observamos que, *Wonka (Wonk2)* y *Zepto (Zept2)*, eran los machos que más Iniciaban

Contactos, más Solicitaban Transporte, más veces y más tiempo Transportaban, y realizaban más Inspecciones ano-genitales, siendo, por tanto, los *padres con Estilo Paternal Protector*. Por el contrario, *Fen (Fen2)* y *Cho (Cho3)* Rechazaban más Transporte hacia las crías, por lo que se los definió como *padres con Estilo Paternal Rechazante*. Pero, teniendo en cuenta la clasificación de los machos en función de la segunda dimensión (PC2), observamos que tanto para los padres *Protectores* como para los *Rechazantes* se podían encontrar diferencias conductuales. Así, observamos que *Zepto* estaba más veces y más tiempo en Contacto, y Jugaba más tiempo con las crías que *Wonka*, es decir, *Zepto* sería más *Protector* que *Wonka*. Igualmente, en el caso de los padres categorizados como *Rechazantes*, observamos que *Fen* Finalizaba más Contactos con las crías y las agredía más que *Cho*, es decir, *Fen* sería más *Rechazante* que *Cho*. Estas diferencias conductuales que observamos entre los machos categorizados dentro del mismo *Estilo Paternal*, al igual que en el caso de las hembras, podría ser debido a la existencia de más de dos *Estilos Paternales*: (1) *padres Controladores*, (2) *padres Protectores*, (3) *padres Rechazantes* y (4) *padres liberales* (Simpson y Howe, 1980; Tanaka, 1989; Schino y cols., 1995; Fairbanks, 1996; Maestripieri, 1998). En este caso, al igual que en el caso de las madres, los *padres Controladores* se caracterizarían por ser muy *Protectores* y *Rechazantes*, por lo que mostrarían altas tasas de conductas Afiliativas y altas tasas de rechazo hacia las crías. Los *padres Protectores* serían muy *Protectores* y poco *Rechazantes*, mostrando muchas conductas Afiliativas y bajas tasas de Rechazo hacia las crías. Los *padres Rechazantes* serían muy poco *Protectores* y muy *Rechazantes*, por lo que las conductas Afiliativas serían bajas y los Rechazos hacia las crías altos. Por último, los *padres liberales* serían aquellos muy poco *Protectores* y poco *Rechazantes*, mostrando pocas conductas Afiliativas y bajas tasas de Rechazos hacia las crías (Maestripieri, 2001; *M. silenus*: Rouff, Sussman y Strube, 2005). En este caso también, los *padres Controladores* y *Protectores* serían ambos muy *Protectores* mientras que, por el contrario, los *padres Rechazantes* y *Liberales* serían poco *Protectores*. Los machos de nuestro estudio clasificados como *Protectores*, *Zepto* y *Wonka*, aunque ambos mostraron una alta tasa de conductas Afiliativas y baja de Rechazo hacia las crías, mostraron diferencias en el grado de realización de estas conductas Afiliativas y de cuidado, siendo *Wonka* el que presentaba tasas de conductas Afiliativas más bajas y de Rechazo más altas, ya que Agredía y Finalizaba más Contactos hacia las crías. Por esta

razón, podríamos definir a *Zepto* como *padre Protector* y a *Wonka* como *padre Controlador*. Por otro lado, los padres de nuestro estudio categorizados como *Rechazantes*, también muestran diferencias entre ellos en las tasas de conductas Afiliativas y Rechazantes hacia las crías. Hemos observado que, *Fen* presenta mayores tasas de Rechazo (ya que es el que más Contactos Finalizan y más Agrede a las crías) y menos conductas Afiliativas realizadas hacia las crías, por lo que podría presentar un perfil de *padre Rechazante*, mientras que *Cho* al presentar tasas algo más altas de conductas Afiliativas (Jugaba más y estaba más en Contacto con las crías) y menos tasas de conductas Rechazantes, podría clasificarse como *Liberal*.

Por otro lado, y al igual que en las hembras, debemos tener en cuenta que los 4 machos estudiados no eran independientes entre sí, puesto que 2 de ellos, *Zepto* y *Fen*, eran padres de los otros dos, *Wonka* y *Cho* (respectivamente). Así podemos observar que cada pareja de machos categorizados en cada uno de los Estilos Paternales coincide con las parejas padre-hijo (*Zepto-Wonka*, *Protectores* y *Fen-Cho*, *Rechazantes*). Así mismo, no podemos discernir si la similitud encontrada entre los machos se debe a factores genéticos o de aprendizaje, ya que el tamaño de la muestra es pequeño y no se han realizado estudios longitudinales. Sin embargo, nuestros resultados estarían en consonancia con los encontrados en estudios previos donde se observó que los Estilos Conductuales de las crías y sus rasgos fisiológicos son altamente heredables (Suomi, 1996) existiendo, además, factores genéticos que pueden influir en su carácter. Al igual que en el caso de las hembras, podríamos decir que *Fen* y *Cho* se parecen conductualmente un poco más entre ellos que *Zepto* y *Wonka*, ya que la distancia que los separa en el Clúster es menor, y la razón puede ser la mencionada ya en el caso de las madres y sus hijas. Es posible que las diferencias en el parecido entre padres e hijos, se deba al *Estilo Conductual* de la cría. *Cho* era una cría con *Estilo Conductual Dependiente* y, por tanto, pasaba más tiempo con sus progenitores, o con otros miembros del grupo, y su aprendizaje podría haber sido mayor.

Debido al hecho de que nunca se había realizado una caracterización de los progenitores de *Callithrix jacchus* dentro de los *Estilos Parentales* definidos para otras especies (Simpson y Howe, 1980; Tanaka, 1989; Schino y cols., 1995; Fairbanks, 1996; Maestripieri, 1998), se planteó el análisis de los Rechazos de Transporte a través del

índice de Hinde (Caperos, 2009), para comprobar la validez de los resultados anteriores. Al realizar los cálculos de dicho índice hemos observado que los resultados obtenidos tanto para los *Estilos Paternales* como *Maternales* concuerdan con las categorizaciones explicadas anteriormente, ya que a mayor valor de *índice de Rechazo* el individuo será menos *Protector*, siendo el orden de más a *Rechazante* a más *Protector* obtenido el siguiente:

Corina> Crash> Fen>Cho> Woody> Westin>Wonka>Zepto.

En esta clasificación también podemos observar como las madres, en general, son más *Rechazantes* que los padres dentro de los 4 individuos descritos como *madres-padres Rechazantes*, así como, menos *Protectoras* en los caracterizados como *madres-padres Protectores*. Esto, podría ser debido a que la madre “controla” más los tiempos de Transporte y Lactancia para poder dedicarse a otras actividades (como p. ej. La alimentación) ya que, en estudios previos, se observó, una relación entre la actividad de la madre y los Rechazos hacia la cría, además de una relación entre la actividad de la madre y los Contactos con la cría (Altman, 1980). Así mismo, deberíamos de destacar que en el caso de los calitrícidos y su tipo de cuidado hacia las crías (crianza cooperativa), la madre sería la que principalmente se beneficia de los cooperantes, sobre todo del padre (principalmente en el caso de grupos pequeños como los nuestros) que es el principal transportador (Gittleman, 1987; Emlen, 1991; *S. oedipus*: Washabaugh, Snowdon y Ziegler, 2001; *C. jacchus*: Box, 1977; Ingram, 1977; Rothe y cols., 1993; Santos y cols., 1997; Yamamoto y cols., 2007).

Por otro lado, también, debemos destacar que los cuatro primeros individuos provienen todos de la misma familia (*Corina, Crash, Fen y Cho*) y todos tienen *Estilo Parental Rechazante*, y los cuatro últimos integrantes (*Woody, Westin, Wonka y Zepto*), forman parte de otra familia, conviviendo cada familia, juntos en algún momento de su vida y presentando todos *Estilo Parental Protector*. Esto podría apoyar las dos teorías previas propuestas tanto en los *Estilos Maternales* como en los *Paternales*, es decir, la existencia

de una influencia de factores genéticos o de aprendizaje. Así mismo, se debe destacar que, aunque algunos estudios previos muestran evidencias de que los padres y madres en equipo podrían mostrar estilos de crianza complementarios (Ziegler, 2000; Kentner y cols., 2010; Feldman, 2012), en este caso hemos podido observar que los progenitores no siempre se “adaptan” o modifican su *Estilo Parental* para complementarse entre ellos. En la pareja formada por *Corina-Fen* ambos tienen *Estilos Parentales Rechazantes*, en el caso de *Westin-Zepto* ambos son *Protectores* y únicamente las parejas constituidas por *Woody-Cho* y *Wonka-Crash* muestran Estilos Parentales opuestos y complementarios entre ellos. A la vista de estos resultados, los estilos parentales que muestran las parejas no parece que se deba a una “adaptación” entre ellos, si no, a una influencia por parte de sus progenitores, ya sea genética o aprendida. Por tanto, se podría decir que cada individuo posee un *Estilo Parental* característico e independiente de su pareja y relacionado con el *Estilo Parental* de sus propios progenitores. Esto coincidiría con otros estudios previos en los que se sugieren que ambas dimensiones, *Restricción* y *Permisividad* son consistentes a lo largo del tiempo (En cautividad: *Cercopithecus aethiops*, Fairbanks y Mc Guire, 1987, 1995; macacos, Schino y cols, 1995; En libertad: *Papio anubis* en libertad, Altmann, 1980; *M. mulatta* , Berman,1990) y que en el caso de las madres, se encontrarían diferencias en sus conductas, que serían atribuidas parcialmente a su experiencia, pero también a las diferencias individuales en el temperamento y personalidad de las mismas (Fairbanks, 1996).

ESTILOS CONDUCTUALES DE LOS PROGENITORES

Además de realizarse estudios en animales que analizan el tipo de cuidado que los progenitores dedican a sus crías, desde hace unos 40 años se han empezado a tomar en serio los estudios que valoran la existencia de diferencias conductuales interindividuales (Huntingford, 1976; Réale y cols., 2007; Nettle y Penke., 2010; Koolhaas y cols., 2010; Carere y Maestripieri, 2013) denominadas *Estilos Conductuales* y que, tal y como se ha mencionado en el apartado anterior, pueden influir y/o determinar los *Estilos Parentales* de los progenitores.

Los Rasgos *individuales* o *Estilos conductuales* son características propias de los sujetos (Itho, 2002) y se definen como “diferencias constantes individuales de un

comportamiento específico o un grupo de comportamientos, que pueden ser descritos cuantitativamente, que variarían según el individuo, en una determinada población, y que serían constantes entre individuos a lo largo del tiempo” (Itoh, 2002; Biro y Stamps, 2007). Diversos estudios avalan la idea de que los *Estilos conductuales* influyen en la eficacia biológica y en la productividad de los individuos, (Biro y Stamps 2007). En este estudio, se espera que al igual que cada progenitor tiene un Estilo Comportamental característico hacia sus crías, debería ocurrir lo mismo hacia otros miembros del grupo. Los *Estilos Conductuales* elegidos para categorizar a los 8 individuos progenitores de nuestro estudio fueron *Sociable-No Sociable* y *Nervioso-Relajado* ya que el método de registro utilizado ha sido meramente observacional, sin ningún tipo de modificación del ambiente (Capitanio y Widaman, 2005; Rouff y cols., 2005; Koski, 2011; Seyfarth y cols., 2012; Sussman y cols., 2013; Uher y cols., 2013).

Se esperaba que los individuos que tuvieran un *Estilo Parental Protector* fueran individuos más *Sociables* con otros miembros del grupo ya que realizarían más conductas Afiliativas y menos Rechazos, pero, por otro lado, serían más reacios (o miedosos) a separarse de las crías y por tanto más *Nerviosos* frente a distintos estímulos de origen natural. De la misma forma, se esperaba, que los individuos más *Rechazantes* con sus crías, también lo fueran con otros individuos del grupo, con lo cual resultarían menos ansiosos o miedosos frente a estímulos naturales y, por tanto, *No Sociables* y *Relajados*.

- **Estilo Conductual Sociable-No Sociable**

Los individuos categorizados dentro del *Estilo Conductual Sociable* han sido descritos en otros estudios como aquellos que muestran altas tasas de conductas Afiliativas como el Juego (*M. mulatta*: Capitanio, 1999), el Espulgamiento, el Contacto y la Proximidad hacia otros miembros del grupo y bajas tasas de conductas Agresivas y Solitarias (*M. mulatta*: Bolig y cols., 1999). En nuestro caso, al analizar las conductas que realizaban los 8 individuos progenitores cuando no había crías dependientes en el grupo, se observó que las conductas como los Inicios de Contactos, el Contacto, el Espulgamiento y la Recepción de Espulgamiento estaban correlacionadas positivamente entre sí y que, por tanto, al igual que en estudios previos, se relacionarían con el *Estilo Conductual Sociable*,

siendo, por tanto, aquellos individuos que Inician más Contactos, están más tiempo y más veces en Contacto, Espulgan más veces y más tiempo a otros individuos y Reciben más Espulgamientos, los que tienen *Estilo Conductual Sociable*. Así mismo, estos individuos Finalizarán menos Contactos, Agrederán menos a otros individuos, aunque Recibirán más Agresiones y se dedicarán menos a la realización de conductas solitarias como el Forrajeo Visual. Por el contrario, los individuos que presenten mayores tasas de rechazo hacia otros miembros del grupo medido a través de las Agresiones, las Finalizaciones de Contactos y que realicen más conductas solitarias como el Forrajeo Visual serán los que presenten un *Estilo Conductual No Sociable*. Estos resultados coincidirían con los ya mencionados previamente en *M. mulatta* de Bolig y cols., (1992) y Capitano, (1999).

Una vez definidas las conductas que se relacionarían con el *Estilo Conductual Sociable-No Sociable* en *C. jacchus*, observamos que de los 8 individuos estudiados (4 machos y 4 hembras), 2 de ellos (*Corina* y *Crash*, ambas hembras), están en un grupo, y el resto de los individuos en otro grupo. Como resultado de la clasificación según la primera dimensión del análisis (PC1), se observa que estas hembras (madre e hija respectivamente), serían las que más Contactos Finalizan, más Agreden a otros individuos del grupo y más tiempo y con más frecuencia Forrajean Visualmente y, por tanto, tendrían un *Estilo Conductual* de tipo *No Sociable*. El resto de los individuos serían aquellos que Inician más Contactos, están más tiempo en Contacto y Espulgan más, por lo que se les podría categorizar como individuos con *Estilo Conductual Sociable*. Sin embargo, esta agrupación en la que únicamente *Crash* y *Corina* están dentro de un grupo, podría deberse a que ambas tengan valores atípicos para alguna o algunas variables o conductas en comparación con el resto de los individuos y, por tanto, se procedió a la repetición de los análisis, omitiendo a estas dos hembras. Al repetir los análisis sin estas dos hembras, se ha podido observar que, en general, las conductas que estarían correlacionadas con el *Estilo Conductual Sociable-No Sociable* son las mismas a excepción de la Agresión y Recepción de Agresión, que no aparecen explicadas hasta la dimensión 3 (PC3), por tanto, parece que para estos individuos serían conductas menos relevantes, y es posible que fueran las variables atípicas y características que hacían que se agruparan inicialmente a *Crash* y *Corina*, como *No Sociables*. Con lo cual, podríamos

decir que *Crash* y *Corina* dentro de todos los individuos, son las *menos Sociables* de todos, ya que Agrederían más a otros individuos.

Al realizar los análisis con los 6 individuos restantes (4 machos y 2 hembras), observamos, que *Westin* y *Woody* (también, ambas hembras y madre e hija, respectivamente), estarían en un grupo y el resto de los individuos (todos machos) en otro grupo. Así, *Westin* y *Woody* serían las que más Contactos Finalizan, y las que más tiempo y más veces realizan Forrajeo Visual y, por tanto, las podríamos categorizar como *No Sociables*. Por otro lado, el resto de los individuos (los 4 machos) serían los que realizan más conductas Afiliativas hacia otros individuos, menos conductas de tipo Solitarias, Iniciando más Contactos, estando más tiempo en Contacto y Espulgando durante más tiempo, por lo que se les clasificarían como individuos con *Estilo Conductual Sociable*. Sin embargo, y al igual que ocurría cuando se analizaba la sociabilidad con los 8 progenitores, también en este caso las 2 hembras forman un grupo separado de los 4 machos, lo que podría estar indicándonos, igualmente, que estos individuos presentan altas tasas (o valores anómalos) de alguna de las variables que definen el eje *Sociable-No sociable*. Por esta razón se decidió repetir los análisis separando hembras y machos.

Al analizar únicamente a las 4 las hembras dentro del *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*, se puede observar que el tipo de conductas que están correlacionadas con el *Estilo Conductual Sociable y No Sociable* son las mismas, que cuando se analizó a los 8 individuos juntos. Y al categorizar a las hembras de nuestro estudio, *Westin* y *Woody* (madre e hija), se clasificaron como *Sociables*, siendo las que más Contactos Inician y, por tanto, las que más tiempo están en Contacto, más veces y más tiempo Espulgan y Reciben Espulgamiento, y las que más Agresiones Reciben. En el caso de *Corina* y *Crash* (madre e hija), son las que más Finalizan Contactos, más tiempo Forrajean y más veces Agreden siendo, por tanto, las que tienen un *Estilo Conductual No Sociable*.

En el caso de los 4 machos, también observamos que el tipo de conductas que están correlacionadas con el *Estilo Conductual Sociable y No Sociable* son similares, que cuando se analizó a los 8 individuos juntos. *Fen* y *Cho* (padre e hijo), son categorizados como *No Sociables*, siendo los que más Contactos Finalizan y los que más Forrajean Visualmente, y en el caso de *Zepto* y *Wonka* (padre e hijo), son los que más tiempo y

más veces están en Contactos y Reciben Espulgamiento y, por tanto, son los que tienen un *Estilo Conductual Sociable*, ya que realizan más conductas Afiliativas.

Por otro lado, cabría destacar que, previamente, cuando se hicieron los análisis y las categorizaciones de los *Estilos Parentales*, las hembras *Corina* y *Crash* y los machos *Fen* y *Cho* fueron categorizados como *Rechazantes*, y ahora podemos observar que todos tienen *Estilo Conductual No Sociable*. Así mismo, las hembras, *Westin* y *Woody* y los machos *Zepto* y *Wonka*, fueron previamente clasificados como *Protectores*, y hemos observado que todos tienen *Estilo Conductual Sociable*. Estos resultados, por tanto, apoyarían lo propuesto inicialmente en relación a que individuos *Rechazantes* tendrían un *Estilo Conductual No Sociable* hacia otros individuos, e individuos con *Estilo Parental Protector*, serían *Sociables* con otros miembros del grupo. Además, podría existir una influencia genética o de aprendizaje sobre el *Estilo Conductual*, ya que cada grupo está constituido por una madre y su hija o por un padre y su hijo.

Por otro lado, sería importante destacar que aunque tengamos varios individuos dentro del mismo *Estilo Conductual*, no todos se comportan de la misma forma, y esto podría ser debido a que la mayoría de los primates, y por tanto en el caso de *C. jacchus*, viven en sistemas sociales altamente complejos los cuales consisten en vínculos sociales a corto y largo plazo y en redes de interacciones (relaciones afiliativas o agonísticas, parentesco, jerarquías de dominancia, alianzas, etc.) con un repertorio conductual muy rico (Chapais, 2001; Silk, 2007; Massen y cols., 2010; Seyfarth y Cheney, 2012). Por tanto, estos resultados, nos indicarían que, pese a las diferencias en función del sexo en relación a la sociabilidad, existe una relación entre el grado de sociabilidad de los progenitores y su posterior *Estilo Paternal*, siendo los más sociables los que en un futuro desarrollarán Estilos Parentales más *Protectores*. Estos hallazgos coincidirían con los encontrados previamente en estudios con hembras de *M. mulatta* y *M. silenus* realizados respectivamente por Mastripieri (2001) y Rouff y cols., (2005) donde se pudo observar que las *madres Protectoras* eran aquellas que mostraban altas tasas de conductas Afiliativas como Juego, Espulgamiento, Contacto y Proximidad y bajas tasas de Rechazo y, por tanto, eran hembras más *Sociables*.

- **Nervioso-Relajado**

Al igual que en el caso del *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*, en estudios previos se ha observado que, en general, la ansiedad o nerviosismo de las madres en primates se expresa con cambios fisiológicos (activación del Sistema Nervioso Autónomo -SNA-, la liberación de catecolaminas y un incremento en los niveles de cortisol en el plasma) (*Saimiri sciureus*: Coe y cols., 1985; Levine y Weiner, 1988; *M. mulatta*: Levine y cols., 1985; Champoux y Suomi, 1994) y con cambios en el comportamiento, como incrementos de la Vigilancia y de actividades Autodirigidas como el Autorrascado (Maestriperi, 1993; 2011). Por tanto, en el presente estudio se propone, también, la posible categorización de los machos y las hembras progenitores de *C. jacchus* dentro del *Estilo Conductual Nervioso-Relajado* en el periodo sin crías dependientes.

Valorando las conductas de los 8 individuos adultos (4 machos y 4 hembras), se ha observado la posible existencia de una correlación del *Estilo Conductual Nervioso* con las variables de Marcaje y AutoEspulgamiento según los resultados observados en la primera dimensión. Siendo aquellos individuos con un *Estilo Conductual Nervioso*, los que más Marcan y se AutoEspulgan durante más tiempo. Esto podría apoyar estudios previos con *C. jacchus* en los que se observó que los individuos más tímidos, se tomaban más tiempo para acercarse a determinados estímulos y manifestaban más AutoEspulgamiento (Slipogor y cols., 2016) pudiéndolos denominar, en nuestro caso, como individuos con *Estilo Conductual Nervioso*. Por otro lado, los individuos más exploradores o en nuestro caso individuos con *Estilo Conductual Relajado* manipularán más los objetos y durante más tiempo, se aproximarán más rápidamente al estímulo (Slipogor y cols., 2016) y, por tanto, se AutoEspulgarán menos.

Al analizar los comportamientos de nuestros progenitores una vez definidas las conductas asociadas a los *Estilos Nervioso-Relajado*, observamos que *Crash*, *Westin* y *Corina* (todas hembras), son las que más Marcan y más se AutoEspulgan y, así mismo, Vigilan, Forrajea y generan menos Alarmas, por lo que tendrían un *Estilo Conductual Nervioso*, puesto que, como ya hemos mencionado los individuos más Nerviosos, realizarían más AutoEspulgamiento (*C. jacchus*: Slipogor y cols., 2016) y Marcarían más.

Por otro lado, *Wonka*, *Zepto*, *Woody*, *Fen* y *Cho* (todos machos a excepción de *Woody*), han sido agrupados juntos, siendo los que más Vigilan, más Alarmas generan y Forrajean Visualmente con una mayor frecuencia y, por tanto, tendrían un *Estilo Conductual Relajado*. Habría que destacar que esto, no concuerda con estudios previos, en los cuales, se observó una correlación positiva entre el *Estilo Conductual Nervioso* y las Alarmas producidas por los individuos, es decir los individuos más tímidos o Nerviosos deberían emitir más llamadas vigilantes o Alarmas en nuestro caso, y, además, si hay algún tipo de estímulo en el medio, en general, se tomarán más tiempo para acercarse a él (*C. jacchus*: Slipogor y cols., 2016).

Al igual que ocurría en la sociabilidad, podríamos destacar que, en la categorización de los progenitores, dentro del estilo *Relajado*, a excepción de *Woody*, todos los demás individuos son machos. En estudios previos con otras especies como *Microtus socialis guentheri*, se ha observado que los machos son los principales defensores del grupo (Braun y Champagne, 2014) y, por tanto, la Vigilancia y la Alarma no serían conductas relacionadas con el Nervosismo, sino, con la defensa del grupo. Además, en el caso de *Woody* (hembra), sus valores la sitúan sobre el cero en el eje Y, por lo que de las conductas que han sido descritas en el eje *Nervioso-Relajado* tendría valores intermedios, no pudiéndola clasificar claramente dentro de alguno de estos Estilos Conductuales. Así mismo, se debería destacar que, a diferencia de los estudios realizados por Slipogor y cols. (2016), aquí, sí que parece haber una influencia del sexo de los individuos y, por tanto, diferencias intersexuales en el comportamiento, ya que todas las hembras (a excepción de *Woody*, que está situada en el punto cero del eje Y) están dentro del mismo grupo. Por esta razón, se procedió a realizar los análisis del *Estilo Conductual Nervioso-Relajado* separando a las hembras y a los machos.

Al repetir el análisis separando a los individuos según el sexo, en el caso de la valoración de las hembras, se ha observado la existencia de una correlación positiva del *Estilo Conductual Nervioso* con las variables Marcaje, Vigilancia y AutoEspulgamiento, según los resultados obtenidos en la primera dimensión (PC1). La variable que está menos clara es la Alarma, ya que en la PC2 se observa que las hembras que menos Alarmas emiten, realizan menos AutoEspulgamiento, y Forrajean Visualmente más, por tanto, podríamos decir que, quizás, en el caso de las hembras la Alarma podría ser una variable relacionada

con el *Nerviosismo*. Por otro lado, la única variable clara para las hembras con *Estilo Conductual Relajado* es el Forrajeo Visual, teniendo *Estilo Conductual Relajado*, aquellas que más Forrajeen Visualmente. Hay coincidencia, por tanto, con lo obtenido anteriormente cuando analizamos a todos los individuos juntos, donde observábamos que los individuos que más Marcaban y se AutoEspulgaban eran aquellos con un *Estilo Conductual Nervioso*, pero en este caso, además, otras conductas como la Vigilancia, o la Alarma, son características de este *Estilo Conductual*. Esto concordaría, con estudios previos, en los cuales se observó que la ansiedad de las madres en primates se expresaba con cambios en el comportamiento, como incrementos de la Vigilancia y de actividades autodirigidas como el Autorrascado (Maestripieri, 1993; 2011). Así mismo, en este caso, parece que la conducta de Alarma no es una consecuencia de la Vigilancia, sino, de un posible estímulo externo imprevisto.

Al categorizar a las 4 hembras de nuestro estudio obtuvimos que *Crash*, y *Corina* son las hembras que más Marcan, más Vigilan, y más tiempo y veces se AutoEspulgan, clasificándolas, por tanto, como *Nerviosas*. Por otro lado, *Westin* y *Woody* mostraron un *Estilo Conductual Relajado* ya que fueron las que más Forrajaron Visualmente y, por tanto, menos Marcaron, Vigilaron y se AutoEspugaron. Además, *Westin* realizó más Forrajeo Visual que *Woody* siendo, por tanto, *más Relajada* y, *Corina*, se AutoEspulga más veces y durante más tiempo y genera más Alarmas que *Crash*, por tanto, podríamos decir que *Corina* es más Nerviosa que *Crash*.

Se debería destacar que, en ambos casos, al igual que en las clasificaciones previas, cada grupo está constituido por una madre y su hija, pudiendo destacar la posible influencia por parentesco o por aprendizaje, ya que una madre con *Estilo Conductual Sociable* tendrá hijas que manifestarán el mismo tipo de *Estilo Conductual* y una madre con *Estilo Conductual Relajado* tendrá hijas con el mismo *Estilo Conductual*. Así mismo, en el Clúster, se puede observar que, la distancia entre *Corina* y *Crash* es algo menor que entre *Westin* y *Woody*, por tanto, las dos primeras se parecen conductualmente más entre ellas, que las dos últimas, al contrario de lo que ocurre en los análisis de Clúster previos, para el *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*, y el *Estilo Maternal Protector-Rechazante*. En el caso de *Crash*, en el periodo cría, tiene un *Estilo Conductual Independiente, No Sociable y Relajado*, y el que sea más *Relajada*, es posible que se deba

a varios factores. Deberíamos destacar que fue la única hembra del primer nacimiento de *Corina*, madre que como ya hemos mencionado es *Rechazante*, esto haría que *Crash* recibiera menos cuidados por parte de su madre y por tanto que fuera más *Independiente*. Así mismo, que esté más alejada de su madre podría hacer que se familiarizara y se acostumbrara con mayor facilidad a los estímulos externos generando en ella un *Estilo Conductual Relajado*. Por otro lado, en estudios previos, y basándonos en la Teoría del Apego (Bowlby, 1969), ya se ha descrito que, durante toda la vida de un individuo, sus relaciones sociales iban a estar influenciadas por las relaciones previas establecidas con su madre y por tanto, aquellas hembras que tuvieron unas “malas” madres o madres negligentes, manifestarían con mayor probabilidad esas mismas conductas hacia sus futuras crías, lo que, también, podría ser una razón por la que *Crash* al hacerse adulta y madre, al igual que su madre, manifieste el *Estilo Conductual Nervioso* y ambas se parezcan más, en este caso, que *Westin* y *Woody*.

Según estos resultados, en el caso de las hembras, observamos que hay una correlación entre el *Estilo Maternal Rechazante* y el *Estilo Conductual Nervioso*, y entre el *Estilo Maternal Protector* con el *Estilo Conductual Relajado*. Esto no tendría concordancia con estudios previos, ya que se ha observado que madres con un *Estilo Maternal Protector* Vigilan más a las crías, y se Autorrascan más cuando se separan de la cría (*M. mulatta*: Maestripieri, 1993), por tanto, podríamos decir que son hembras más *Nerviosas*. Esto podría deberse a que la Vigilancia de la cría se ha correlacionado con el miedo y el Autorrascado con la incertidumbre (Maestripieri, 2011). Aunque nuestros resultados, no sean similares a lo obtenido, deberíamos matizar que el periodo de estudio utilizado y el receptor de las conductas Afiliativas no son los mismos, ya que, en estudios previos, el registro se realizó durante el periodo de crías dependientes y nosotros lo realizamos en un periodo preparto (1 mes antes del nacimiento), es decir, cuando no hay ninguna cría dependiente en el grupo. Así mismo, el receptor de las conductas Afiliativas en anteriores estudios era la cría y en el nuestro eran todos los individuos del grupo, compuesto en ese periodo por individuos adultos, subadultos y a lo sumo juveniles, pero sin crías dependientes.

Valorando sólo a los machos, al igual que en las hembras, hemos observado una correlación del *Estilo Conductual Nervioso* con las variables Marcaje y

AutoEspulgamiento, según los resultados de la primera dimensión (PC1). Siendo aquellos individuos con un *Estilo Conductual Nervioso* los que más Marcan y más se AutoEspulgan. En esta PC1, podemos observar que respecto a las conductas de Vigilancia y Alarma, parece que la conducta de Alarma si sería una consecuencia de la Vigilancia. Estos resultados apoyarían resultados de estudios previos en los que se han descrito, en general, a los machos como los principales protectores y defensores del grupo frente a intrusos (Braun y Champagne, 2014), siendo, por tanto, los que más Vigilan y como consecuencia más Alarmas generan.

En la categorización de los 4 machos se puede observar que *Cho* y *Fen* son los individuos que más Marcan y más veces y durante más tiempo se AutoEspulgan, siendo los clasificados como machos con *Estilo Conductual Nervioso* y, por otro lado, *Zepto* y *Wonka* serían los que Vigilan más y generan más Alarmas, siendo su *Estilo Conductual Relajado*.

Al igual que en el caso de las hembras, en los machos, cada grupo está constituido por un padre y su hijo (*Zepto -Wonka* y *Fen-Cho*), pero como ya se ha mencionado, no podemos discernir si la similitud encontrada se debe a factores genéticos o de aprendizaje, ya que el tamaño de la muestra es pequeño y no se han realizado estudios longitudinales.

Habría que destacar, que en este caso es posible que falten conductas que valorar, como el Autorrascado o incluso el Juego, ya que el Autorrascado, en estudios previos, se ha relacionado directamente con la ansiedad, sobre todo en madres en el periodo de crías dependientes (Maestriperi, 1993), y el Juego, se ha observado que alivia el estrés de los individuos, ya que cuantos más periodos de Juego, menores episodios de estrés (Baldwin y Baldwin, 1974; Lancy y cols., 1980; Biben y Champoux, 1999; Spinka y cols., 2001; Mellou, 2006) o nerviosismo. Aun así, en cuanto al Autorrascado en el caso del marmosete común no está muy claro si existe una relación directa con la excitación o nerviosismo, ya que los resultados obtenidos son inconsistentes hasta el momento, ya que en algunos estudios sí que se puede observar una variación en el Autorrascado en periodos de excitación y de ansiedad (Neal, 2015) y en otros estudios no se ha encontrado ninguna variación (Aureli, 1997; Duboscq y cols., 2014; Kato, y cols., 2014).

Por otro lado, si valoramos el método de registro utilizado para poder categorizar a los 8 individuos adultos dentro de los *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado*, podríamos describirlo como un método tradicional desde el punto de vista etológico, que evaluaría los *Estilos Conductuales* a través de registros meramente observacionales de determinados comportamientos en la vida social del individuo que se puede utilizar tanto en libertad como en cautividad (Capitanio y Widaman, 2005; Rouff y cols., 2005; Koski, 2011; Seyfarth y cols., 2012; Sussman y cols., 2013; Uher y cols., 2013) y en el cual se procede a una recogida de datos con distintos tipos de protocolos de focales (Slipogor y cols., 2016), pero sin modificar el entorno. Se ha escogido este tipo de método porque ya en otras investigaciones previas se han encontrado que muchos animales, como los primates, muestran consistentes diferencias interindividuales (Koski, 2014), dentro de distintos *Rasgos Conductuales* como en la Audacia (Rouff y cols., 2005); Actividad y Ansiedad (Koski, 2011), así como en la Sociabilidad (Rouff y cols., 2005; Koski, 2011) y Agresión (Rouff y cols., 2005). Aun así, podemos encontrar inconvenientes en este método, ya que, se enfoca en comportamientos comunes y puede pasar por alto reacciones de animales ante determinadas circunstancias que también podrían reflejar su *Estilo Conductual* como, por ejemplo, reacciones a depredadores o nuevos objetos/ ambientes (Slipogor y cols., 2016). Además, este método está limitado en cierta medida por el hecho de que los individuos suelen ser probados en un grupo, lo que podría ser un factor de confusión en el logro de puntuaciones individuales que no están influenciados por la dinámica de grupo (Koski, 2011), sobre todo en el *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*. Para superar este problema, se podrían utilizar en futuros estudios pruebas estandarizadas que contengan un grado de novedad, por ejemplo, un nuevo objeto / alimento, un estímulo negativo como un depredador, o un entorno social alterado, por ejemplo, una condición solitaria de grupo (es decir, un entorno social diferente) (Slipogor y cols., 2016). Todos los comportamientos (latencias, frecuencias y duraciones) se registrarían durante un período de tiempo fijo en dos o más ocasiones, midiendo posteriormente cuantitativamente la consistencia a través del tiempo, contextos y situaciones, lo que haría que los resultados fueran más fiables (Slipogor y cols., 2016).

Por otro lado, es importante destacar que, en general, la experiencia de los individuos, es una característica clave en cuanto al aprendizaje maternal y paternal, y ésta, puede ser adquirida a través de interacciones entre individuos del grupo, es decir, relacionándose con otros progenitores e incluso mediante la observación de las interacciones de su madre con sus hermanos más jóvenes o entre otras hembras y sus propias crías (Maestripieri, 2011). Por tanto, según esto, sería lógico pensar que existe una relación entre los *Estilos Parentales Protector-Rechazante* y los *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado*. En general, nosotros hemos encontrado una relación entre el *Estilo Parental Protector* y los *Estilos Conductuales Sociable y Relajado* y una relación entre el *Estilo Parental Rechazante* y los *Estilos Conductuales No Sociable y Nervioso*, tanto para machos como para hembras. Estos resultados no concuerdan con estudios previos, en los cuales los individuos *Relajados* estarían menos motivados para sociabilizar con otros individuos, ya que, para ellos, no tendría ningún tipo de beneficio, porque las relaciones sociales con otros miembros del grupo tendrían efectos calmantes frente a situaciones estresantes (Higley y cols., 1992, Uchino y cols., 1996, Boccia y cols., 1997; Sachser y cols., 1998). Esto, podría ser debido a que los estudios previos que se han realizado en primates, se han hecho mediante observaciones principalmente en *M. mulatta*, cuya estructura de grupo y relación social establecida entre los individuos es muy distinta a *C. jacchus*. En el caso de *M. mulatta*, al igual que otros primates del Viejo Mundo como *P. hamadryas*, se organizan en grupos complejos y dentro de cada grupo hay varias divisiones Afiliativas o bandas, constituidas a su vez por clanes liderados por machos adultos (Kummer, 1968). Así mismo, los machos adultos forman dentro de la banda una jerarquía de dominancia, la cual está determinada principalmente por la edad, tamaño y agresividad (Millar, 2006). Además, el macho adulto mantiene unido al grupo mediante Agresiones (Kummer, 1968; Colmenares y cols., 1994), y estas Agresiones pueden generar un mayor estrés y por tanto Nerviosismo en los distintos miembros del grupo. En este caso, el estrés o Nerviosismo sí que podría apaciguarse mediante manifestación de conductas Sociables, sobre todo, de los individuos de menor rango jerárquico a los de mayor rango. Pero, en el caso de *C. jacchus*, es cierto que, aunque se pueden manifestar Agresiones entre ellos, el grado y la frecuencia es menor que en Macacos o Papiones, y esto puede ser debido al tipo de crianza y estructura social que manifiestan, ya que como hemos mencionado, en Calitricidos en general, y en *C.*

jacchus en particular, en el grupo existe un reparto de actividades, donde todos cooperan, beneficiándose unos de las actividades de los otros, pudiendo así compensar los esfuerzos reproductivos (Santos y cols., 1997).

Así mismo, en general como ya hemos mencionado, sobre todo para el *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, se podrían incluir en futuros estudios nuevas variables, e incluso realizar pruebas estandarizadas que contengan un grado de novedad (Slipogor y cols., 2016). Además, la muestra que hemos utilizado es una muestra pequeña, por lo que, quizás podríamos obtener más información repitiendo el estudio con una muestra más grande.

ESTILOS CONDUCTUALES CRÍAS

En general, se ha descrito, que el comportamiento materno durante la primera semana de vida afecta el comportamiento futuro de la descendencia (Ragan y cols., 2011) y, por tanto, a su independencia. Una de las variables más importantes estudiadas para explicar la relación madre-cría y la independencia de la misma es la Lactancia, ya que se ha considerado como la actividad más costosa de la reproducción (Martin, 1984). La Lactancia irá disminuyendo a medida que la cría se va haciendo más independiente, ya que poco a poco ésta irá cambiando a una ingesta de comida sólida, lo que conllevará, entre otras cosas, a la exploración del medio de forma individual por parte de la misma (Martin, 1984, Lee, 1996). En diversos estudios se han utilizado otras conductas como el Contacto, el mantenimiento del mismo y la Proximidad para explicar la independencia de la cría (Hinde, 1969 Hinde y Spencer- Booth, 1967; Hinde y Atkinson, 1970). En ellos, se pudo observar que el desarrollo de esta independencia es sinónimo de disminución de Contacto de la cría con la madre, observándose, además, que a medida que disminuía el Contacto aumentaba la Proximidad (Harlow y Suomi, 1971). Por otro lado, se ha determinado la importancia de otras conductas maternas, como la Inspección anogenital, el Lamido y el Espulgamiento, para el cuidado de la cría y la relación con su comportamiento futuro (Rilling y Young, 2016). Por tanto, ya que se ha observado que el cuidado parental en primates puede influir en el comportamiento de las crías, constituyendo, por tanto, una fuente importante de estímulos capaces de retardar o acelerar su desarrollo de tipo social y cognitivo (Hinde, 1972; Pereira y Altmann, 1985;

Voochteloo y cols., 1993 y Fairbanks, 1996), se procederá a la clasificación de las 14 crías de nuestro estudio dentro de los Estilos Conductuales "*Independiente-Dependiente*", "*Sociable-No Sociable*" y "*Nervioso-Relajado*". Así mismo, se analizará la posible relación existente entre los *Estilos Parentales* de los Progenitores y los *Estilos Conductuales* de las crías. Esperando, que las crías de progenitores más *Protectores* se independizarán más lentamente y, por tanto, tardarán más tiempo en separarse de sus padres y madres, siendo más cautas, miedosas y por tanto, más *Nerviosas y menos Sociables*, y los descendientes de progenitores *Rechazantes*, se independizarán antes, siendo crías *más Sociables* y menos miedosas, por tanto, *Relajadas*.

- **Estilo Conductual Dependiente-Independiente**

Tal y como se muestra en la prueba de análisis de los componentes principales, en la primera dimensión (PC1) las conductas como el Contacto, el Transporte, el Llanto y la Lactancia están correlacionadas positivamente entre sí y relacionadas con un *Estilo Conductual Dependiente*. Hemos observado que, de las 14 crías, 6 (*Crin, Ceres, Candy, Cedrick, Chucky y Crash*) son los que más Finalizan Contactos y menos Inician Contactos, más Rechazan Transporte, menos tiempo son Transportadas, menos Solicitan Transporte, menos Lloran y menos veces y tiempo maman y, por tanto, podríamos decir que éstas son crías con *Estilo Conductual Independiente*. Por otro lado, los 8 restantes, (*Wonka, Wolke, Willy, Cho, Cotton, Woody, Widdette y Whisky*) serían las que menos Finalizan Contactos, menos Rechazan Transporte, más Inician Contactos, más tiempo son Transportadas, más tiempo y más veces maman, más Solicitan Transporte y más Lloran, pudiéndolas definir, por tanto, como crías con *Estilo Conductual Dependiente*.

Al igual que en los progenitores, aunque determinados individuos los clasifiquemos dentro del mismo *Estilo Conductual*, no todos se comportan de la misma forma. Así mismo, aunque observamos que *Crin, Ceres, Candy, Cedrick, Chucky y Crash* son todas *Independientes*, *Ceres* y *Candy*, lo son más, ya que están menos tiempo y menos veces en Contacto, Rechazan más Transportes, por lo que son Transportadas menos veces, y Forrajea Visualmente con mayor frecuencia. Del mismo modo, *Wonka, Wolke, Willy, Cho, Cotton, Woody, Widdette y Whisky*, son todos *Dependientes*, pero *Cotton, Woody,*

Widette y Whisky, lo son menos, ya que están menos veces y menos tiempo en Contacto Rechazan más Transportes, por lo que son Transportadas menos veces, y Forrajea Visualmente con mayor frecuencia.

Así mismo, y al igual que ocurría en el caso de los progenitores, al no existir una categorización previa de las crías de marmosete común en este *Estilo Conductual*, se procedió a realizar el índice de Hinde de responsabilidad para confirmar que la clasificación de la independencia de las crías era correcta. Los resultados del índice de Hinde de responsabilidad nos confirma nuestros resultados, pudiéndose observar que *Crash, Chucky, Cedrick, Crin, Ceresc y Candy* serían más Independientes que *Whisky, Widette, Woody, Cotton, Cho, Willy, Wolke y Wonka* siendo estas últimas mucho más Dependientes. Así mismo, el individuo más *Independiente* de todos sería *Candy* (-88,30%), la cual es hija de una hembra *Rechazante* y un *padre Protector* y el más *Dependiente Wonka* (97,50%) hijo de ambos progenitores *Protectores*. Al comparar el grado de dependencia que presentaban las crías, tras su clasificación, podemos observar que todas las crías que han sido clasificadas como *Dependientes* son hijas de parejas de progenitores con *Estilo Paternal Protector* a excepción de *Cho*, cuyos progenitores son (*Corina y Fen*) *Rechazantes* y él tiene *Estilo Conductual Dependiente*. Así mismo, si nos fijamos en los descendientes de progenitores con Estilos Parentales opuestos o complementarios, en general, las crías son *Dependientes o Independientes*, según el *Estilo Maternal*, existiendo una relación, por tanto, entre el *Estilo Maternal Protector* y el *Estilo Conductual Dependiente*, y entre el *Estilo Maternal Rechazante* y el *Estilo Conductual Independiente*. Estos resultados se ven apoyados por estudios anteriores en los que se observó que crías de *madres Rechazantes* desarrollarán una independencia más temprana (Sackett y Ruppenthal, 1973; Hinde, 1974; Nash y Wheeler, 1982; Simpson y Datta, 1991). Así mismo, una de las posibles razones por las que la independencia de las crías se ve influenciada directamente con el *Estilo Maternal* y no con el *Estilo Paternal*, es porque, tal y como se ha descrito en estudios previos, una de las conductas más importantes estudiadas para explicar la relación madre-cría y la independencia de la misma es la Lactancia. La lactancia está exclusivamente relacionada con las madres y esta conducta se ha considerado como la actividad más costosa de la reproducción (Martin, 1984). Con lo cual, la Lactancia irá disminuyendo a medida que la

cría se va haciendo más Independiente, ya que poco a poco ésta irá cambiando a una ingesta de comida sólida, lo que conllevará, entre otras cosas, la exploración del medio de forma individual por parte de la cría (Martin, 1984; Lee, 1996). Así mismo, Worlein y cols., (1988) argumentaron que la disminución de la Lactancia debería ir acompañada de un aumento de los Rechazos de Contacto de la madre hacia las crías, ya que de esta manera promoverían la independencia de los descendientes y, por tanto, sería el momento en el que las madres aumentarían las Finalizaciones de Contactos con las crías. Así, las madres, que fueran más *Rechazantes* provocarían que las crías fueran más *Independientes*. Cabría destacar que, hemos encontrado dos excepciones, *Cho* y *Cotton*, que son hijos de *Corina* y *Crash*, respectivamente, ambas madres con *Estilo Maternal Rechazante*, pero las dos son crías con *Estilo Conductual* Dependientes cuando deberían ser todo lo contrario. Esto podría ser debido, a que, aunque el *Estilo Maternal* en general sea el que influya sobre la independencia, también es posible que exista una influencia sobre las crías, aunque sea más pequeña de los *Estilos Conductuales* del resto de los miembros del grupo. Esto se debería, principalmente, al estilo y estructura de cuidado que tiene el marmosete común hacia las crías (Crianza cooperativa), ya que, en este caso, aunque la madre sea *Rechazante*, el resto de los individuos del grupo podrían “compensar estas carencias” maternas. En ambos casos, (tanto *Cho* como *Cotton*), son crías que pertenecían a un grupo el cual estaba constituido por los progenitores y 2 hermanos mayores (Tabla II). Estos hermanos, podrían haber influido en su dependencia, ya que, como se ha podido observar en otros estudios en crías de *M. mulatta* que eran separadas de sus madres, manteniéndolas en grupos grandes, compuestos por individuos de su misma edad e individuos de mayor edad (Champoux y cols., 1989), éstas sin haber sido criadas por sus propias madres, desarrollaron fácilmente vínculos afectivos con distintos miembros del grupo (Harlow, 1969), por tanto, eran *Dependientes* y *Sociables*. Con lo cual, y, en general, el medio social en el que se ven envueltas las crías es un factor importante para su desarrollo (Repetti y cols., 2002).

- **Estilos Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso- Relajado**

Además de la influencia de los Estilos parentales en la dependencia de las crías, en determinados estudios, se ha observado que la ansiedad maternal y un *Estilo Maternal Abusivo* están correlacionados con crías lentas o de carácter más tímido o retardado y, por tanto, con independencias más tardías (Maestripieri, 2011), siendo individuos *menos Sociables* con el resto de los individuos del grupo. Por tanto, crías de madres *Rechazantes* desarrollarán una independencia más temprana y serán más exploradoras e ingeniosas que los descendientes de *madres Protectoras* (Sackett y Ruppenthal, 1973; Hinde, 1974; Nash y Wheeler, 1982; Simpson y Datta, 1991), invirtiendo más tiempo en explorar el ambiente e interactuar con otros individuos del grupo (Hinde, 1974; Simpson y Simpson, 1986; Suomi, 1987). Igualmente, estudios de Votchteloo y cols (1993) demostraron que cuando una madre era más *Restringida* y sus crías estaban más en Contacto con ella, empleaban menos tiempo en Jugar y en explorar y, por tanto, Forrajeaban menos (Fairbanks, 1996). Por otro lado, Fairbanks (1996), también pudo observar que las crías cuyas madres eran más *Protectoras*, aunque tenían un desarrollo más lento, en situaciones de estrés eran mucho más seguras. Así, en relación a estos estudios previos, se procedió a la identificación de Estilos conductuales *Sociable-No sociable* y *Nervioso-Relajado* en las 14 crías de marmosete común y a su posterior clasificación en ellos.

La prueba de análisis de los componentes principales nos muestra que conductas en la primera dimensión (PC1) como la Agresión, el Juego Solitario, el Forrajeo Visual y las Finalizaciones de Contacto están correlacionadas positivamente entre sí, y son características de un *Estilo Conductual No Sociable* y que los Inicios de Contacto, el Contacto en sí, el Juego Social y el Espulgamiento están correlacionadas entre ellas y son características de un *Estilo Conductual Sociable*. Una vez definidos los *Estilos Conductuales Sociable-No sociable*, hemos encontrado que, de las 14 crías, 6 (*Crin, Ceres, Candy, Cedrick, Chucky y Crash*) son las que más Finalizan Contactos y más Agreden a otros individuos del grupo, las que más veces realizan Juego Solitario y las que Forrajean Visualmente más tiempo, por lo que podríamos categorizarlas como crías con un *Estilo Conductual No Sociable*. Por otro lado, las 8 restantes (*Wonka, Wolke,*

Willy, Cho, Cotton, Woody, Widette y Whisky), son las que más Contactos Inician, y más Forrajean Manualmente y, por tanto, tendrían *Estilo Conductual Sociable*. En el caso de la conducta Forrajeo Manual, deberíamos destacar que, quizás no sea del todo acertada para este tipo de análisis y deberíamos haber utilizado otra como la Solicitud de Alimento, ya que, como hemos mencionado, los calitrícidos se caracterizan por presentar un *sistema de crianza cooperativa*, en la que tanto los progenitores como el resto de los individuos del grupo colaboran en actividades como la compartición de alimento con las crías (Snowdon, 1996). Pero, como los registros de los focales los hemos realizado en periodos fuera de la alimentación, la conducta más parecida a la Solicitud de Alimento es el Forrajeo Manual, ya que en estudios previos se observó que el cuidado, sobre todo, de tipo paternal podría ser beneficioso si las crías forrajeaban cerca de sus padres, ya que de este modo podrían protegerlas de interrupciones durante la búsqueda de alimento, ayudándolas además al acceso de alimentos de mejor calidad (Pereira, 1988). Por tanto, cuanto más *Sociables* sean las crías, más Forrajearán cerca de sus progenitores y por tanto, realizarán más Forrajeo Manual.

Así mismo, si atendemos a la PC2 observamos que *Crin, Cedrick, Cho, Ceresc, Crash y Wonka* son los individuos que más Agresiones Reciben y más tiempo realizan Juego Solitario, mientras que *Candy, Chucky, Wolke, Willy, Cotton, Woody, Widette y Whisky*, serían los que más veces y más tiempo Juegan con otros individuos del grupo, los que más veces y más tiempo Espulgan y los que más veces están en Contacto. Por tanto, *Chucky y Candy* aun teniendo un *Estilo Conductual No Sociable*, Juegan más que *Ceresc, Crin, Cedrick y Crash* por lo que serían un poco más *Sociables*.

Debemos destacar que, en nuestro estudio, todos los individuos clasificados como *Sociables*, previamente habían sido categorizados como individuos con *Estilo Conductual Dependiente*, y todos eran hijas/os de *madres con Estilo Maternal Protector*. Por tanto, parece que hay una relación entre el *Estilo Conductual Sociable*, *Estilo Conductual Dependiente* y el *Estilo Maternal Protector*. Este tipo de resultado podría coincidir con estudios previos donde ya se describió a la relación madre-cría como la relación social más importante en la vida de un primate (Harlow y Suomi, 1971), la cual influiría en la posibilidad de explorar de forma más activa el entorno y de poder generar vínculos futuros con otros miembros del grupo (Collinge, 1991). Por tanto, las madres y/o padres que más cuidan a las crías las están procesando un “lugar seguro” que las

permitirá interaccionar no sólo con el entorno físico, sino también con el entorno social (Lubach, 1992). Sin embargo, por otro lado, estos resultados no coinciden con otros estudios en los que se observó que cuando una madre era más *Protectora*, y las crías estaban en Contacto con sus madres, empleaban menos tiempo en Jugar y en relacionarse con otros miembros del grupo, siendo, por tanto, individuos *menos Sociables* (Hinde, 1974; Simpson y Simpson, 1986; Suomi, 1987, Votchteloo y cols, 1993)

En relación al *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, en general, se ha descrito que el tipo de respuesta comportamental de la cría a la separación de su madre en primates no humanos a menudo se caracteriza por dos respuestas: "Protesta" y "Desesperación" (Bowlby, 1969). La "Protesta" se manifiesta con un incremento en la actividad, agitación y vocalización (Llanto) y la "Desesperación" se caracteriza por la inactividad, la retirada y un incremento de los comportamientos autodirigidos, así como abrazarse, adoptar postura fetal, meterse el dedo en la boca y, se ha observado que, a menudo dejan de comer (Bowlby, 1969). Así mismo, se ha intentado relacionar la interacción temprana de la madre y la cría, con el *Estilo Conductual* posterior de la descendencia y su fisiología (humanos: Harlow y cols., 1965; Rubin, Chea y Fox., 2001; Hane y cols., 2008; Roedores: Stanton y Levine, 1990; Moore y Power, 1992; Plotsky y Meaney, 1993; Caldji y cols., 2000), clasificando a las crías dentro de dos Estilos Conductuales: (1) Crías "Altamente Reactivas" (*Nerviosas*) o (2) Crías "Normalmente Reactivas" (*Relajadas*) (*M. mulatta*: Suomi, 1997). En estudios previos se observó que las crías *Nerviosas* se caracterizaban por exhibir menos comportamientos exploratorios que otros individuos de la misma edad, tendiendo a ser tímidas y retraídas en sus encuentros con otros individuos del grupo (*M. mulatta*: Suomi, 1997).

En este estudio, y al igual que en otros previos, en la primera dimensión (PC1) aparecen las variables Llanto y Marcaje como características de individuos con *Estilo Conductual Nervioso* y conductas como el AutoEspulgamiento, Forrajeo Visual, y la Vigilancia características de un *Estilo Conductual Relajado*. Así, una vez definidos los estilos conductuales se observó que, de las 14 crías estudiadas, 6 de ellas (*Crin, Ceresc, Candy, Cedrick, Chucky y Crash*), previamente categorizadas como *Independientes y No Sociables*, eran las que menos Lloraban y menos Marcaban, se AutoEspulgaban más tiempo y más veces, y además Forrajeaban Visualmente y Vigilaban más, por lo que, en

este caso, podríamos clasificarlas como crías con *Estilo Conductual Relajado*. Por tanto, las 8 crías restantes (*Wonka, Wolke, Willy, Cho, Cotton, Woody, Widette y Whisky*) serían aquellas crías que Lloran y Marcan con mayor frecuencia, pudiéndolas categorizar como crías con *Estilo Conductual Nervioso*.

Estos resultados coincidirían con estudios previos realizados con macacos, donde se observó que crías categorizadas como "Altamente Reactivas" o *Nerviosas* se caracterizaban por exhibir menos comportamientos exploratorios, (como el Forrajeo Visual), que otros individuos de la misma edad (Suomi, 1997). Sin embargo, en estos mismos estudios previos se observó que los individuos más *Nerviosos* tendían a ser más tímidos y retraídos en sus encuentros con otros individuos del grupo (Suomi, 1997) y, por tanto, *menos Sociables*. En nuestro estudio, por el contrario, los individuos con *Estilo Conductual Relajado*, son los que han sido categorizados como *No Sociables*, con lo cual, son aquellos individuos que Finalizan más Contactos, Agreden más, Juegan menos con otros individuos, pero realizan más Juego Solitario y realizan más Forrajeo Visual. Así mismo, los individuos *Nerviosos* han sido posteriormente clasificados como *Sociables*, siendo, por tanto, los que más Contactos Inician. Además, en nuestros resultados podemos observar que las 6 crías categorizadas como *Independientes*, todas descienden de madres con *Estilo Conductual Rechazante*, además son *No Sociables* con otros individuos del grupo y *Relajadas*, mientras que las 8 crías categorizadas como *Dependientes*, son todas descendientes de madres con *Estilo Conductual Protector*, son *Sociables* con otros individuos del grupo y *Nerviosas*. Estos resultados coinciden con otros previos en los que se observó que crías de *madres Rechazantes* desarrollaban una independencia más temprana y eran más exploradoras e ingeniosas que los descendientes de *madres Protectoras* (Sackett y Ruppenthal, 1973; Hinde, 1974; Nash y Wheeler, 1982; Simpson y Datta, 1991), invirtiendo más tiempo en explorar el ambiente (Hinde, 1974; Simpson y Simpson, 1986; Suomi, 1987).

Una de las variables que, en nuestro estudio, al igual que en otros previos, mide la independencia de las crías es el Rechazo de Transporte, es decir, progenitores más *Rechazantes*, Rechazarían más el Transporte de las crías y, así, estos Rechazos incentivarían que las crías se independizarán antes. Si bien, cabría destacar que en estos estudios previos se observó que estas crías que recibieron más Rechazos de Transporte

durante los primeros días de vida, a su vez, mostraron mayores concentraciones de cortisol en orina en determinados estados de desarrollo: prepubertad (6 meses), peripubertal (12 meses) y etapa juvenil (18 meses) (Birnie y cols., 2013), lo que se relacionaría con niveles mayores de estrés en las crías, y, por tanto, con un *Estilo conductual* más *Nervioso*. Sin embargo, en nuestro estudio progenitores con *Estilo Parental Rechazante*, tienen crías con *Estilo Conductual Relajado*. La explicación que se podría dar a nuestros resultados es que, como ya hemos mencionado anteriormente, aquellas crías que sean hijas/os de progenitores *Rechazantes*, desarrollarían una independencia más temprana y, por tanto, en un futuro al invertir más tiempo en la exploración del ambiente, serían más exploradoras e ingeniosas y, por tanto, menos *Nerviosas* (Sackett y Ruppenthal, 1973; Hinde, 1974; Nash y Wheeler, 1982; Simpson y Simpson, 1986; Suomi, 1987; Simpson y Datta, 1991).

Así mismo, en los estudios de Fairbanks (1996) dentro de la familia Cercopithecidae, se pudo observar que, las crías de *madres Protectoras*, cuando estaban en Contacto con sus madres empleaban menos tiempo en Jugar con otros individuos y, por tanto, eran crías con *Estilo Conductual No Sociable*. Por el contrario, en nuestro estudio, hemos obtenido que *madres Protectoras*, tienen crías *Dependientes*, pero *Sociables*. Estos resultados podrían ser debidos a que en esta especie el cuidado no es exclusivo de la madre si no, de todos los miembros del grupo, por tanto, además de la madre, puede que haya más individuos que dirijan hacia la cría conductas Afiliativas y por tanto que hagan que la cría tenga un acercamiento Sociable con esos miembros del grupo. Así mismo, y como ya ha sido mencionado anteriormente, en estudios con crías de macacos a las que se las categorizó como "Altamente Reactivas" o *Nerviosas*, se pudo comprobar que estas crías eran individuos que tendían a ser tímidos y retraídos en sus encuentros con otros individuos del grupo (Suomi, 1997) y, por tanto, crías con *Estilo Conductual No Sociable*. Pero en nuestro estudio hemos obtenido todo lo contrario, ya que las crías con *Estilo Conductual Nervioso*, son *Sociables* con los miembros del grupo, esto podría deberse a que hemos valorado todas las conductas de tipo Afiliativas, sin discernir entre las que van dirigidas a la madre, al padre o al resto de los individuos del grupo. Por tanto, habría que considerar para estudios posteriores, diferenciar entre las Conductas Afiliativas dirigidas a los progenitores y las dirigidas al resto de los miembros del grupo.

En general, y teniendo en cuenta todos los resultados encontrados, podríamos decir que parejas de progenitores con *Estilo Parental Rechazante*, tienen descendientes *Independientes*, *No Sociables* y *Relajados*, y parejas con *Estilo Parental Protector* tienen descendientes *Dependientes*, *Sociables* y *Nerviosos*. Por otro lado, cuando nos encontramos parejas de progenitores en las cuales un miembro es *Protector* y el otro *Rechazante*, normalmente el *Estilo Conductual* de las crías es dependiente del *Estilo Maternal*. Con lo cual, *madres Rechazantes*, *No Sociables* y *Nerviosas* tendrán crías *Independientes*, *No Sociables* y *Nerviosas*. Aunque, como se puede observar en la Tabla XLII de los Resultados, hemos encontrado dos excepciones *Cotton* y *Cho*. En ambos casos son *Dependientes*, *Nerviosos* y *Sociables*, siendo ambos hijos de una hembra con *Estilo Maternal Rechazante*, *Nerviosa* y *No Sociable*. Que en general nos encontremos crías *Sociables* y *Nerviosas* podría deberse a algo ya explicado con anterioridad y es que los individuos *Nerviosos* pueden encontrar efectos calmantes en la Sociabilidad y obtención de “amigos” durante situaciones estresantes (Higley et al., 1992, Uchino et al., 1996, Boccia et al., 1997; Sachser et al. 1998). En cuanto, a que *madres No Sociables* tengan en estos casos crías *Sociables*, podría deberse a la influencia del resto de los individuos del grupo, es decir del propio *Estilo Conductual* del padre o del resto de los miembros del grupo. Aún así, también es probable que haya otros factores que influyan en el *Estilo Conductual* de las crías como, por ejemplo, el sexo de la cría, su orden de nacimiento e incluso el tamaño del grupo ya que, en estudios previos con *M. mulatta* se observó que las madres primíparas eran más restrictivas que las multíparas hacia sus crías macho (Hooley y Simpson, 1983). Así mismo, Eaton y cols., (1985), observaron en macacos japoneses (*Macaca fuscata*), que las madres eran más restrictivas en general, hacia las crías macho que hacia las hembras durante los primeros cuatro meses de vida, aunque Schino y cols., (1995), encontraron patrones opuestos de madres más restrictivas hacia las crías hembras que hacia los machos. Estas discrepancias podrían deberse a la existencia de distintos factores que podrían influir como el rango de dominancia de la madre, su edad, etc. (Simpson, 1983; Gomendio, 1990; Altmann y Samuels, 1992).

Hay que añadir que, además, en algunos de los casos hemos tenido la posibilidad de estudiar los individuos desde el punto de vista de cría y de progenitor. En concreto en los casos de *Cho*, *Crash*, *Woody* y *Wonka*. En estos individuos hemos observado que

todos han modificado alguno de los *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable* y *Nervioso-Relajado*. *Cho*, en el periodo cría se le ha descrito como *Sociable* y *Nervioso*, y en el periodo adulto se mantiene el *Estilo Conductual Nervioso*, pero pasa de *Sociable* a *No Sociable*. Así mismo, *Crash* siendo cría se la ha categorizado como *No Sociable* y *Relajada*, pero en el periodo adulto, aunque mantiene el *Estilo Conductual No Sociable*, pasa a ser *Nerviosa*. Por último, *Woody* y *Wonka*, tanto en el periodo cría como siendo adultos, son *Sociables*, pero en cuanto al *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, pasan de *Nerviosos* siendo crías a *Relajados* en adultos. Por tanto, si en estudios previos ya se observó que los *Estilos Maternales Rechazante* y *Protector* eran constantes a lo largo del tiempo (En cautividad: *Cercopithecus aethiops*, Fairbanks y Mc Guire, 1987, 1995; macacos, Schino y cols, 1995; En libertad: *Papio anubis* en libertad, Altmann, 1980; *M. mulatta*, Berman, 1990), parece que concretamente en los *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable* ocurre lo mismo. En el caso de *Cho*, que no mantiene constante el *Estilo Conductual Sociable-No Sociable*, quizás podría deberse, a esa existencia de crianza complementaria entre los progenitores (Ziegler, 2000; Kentner y cols., 2010; Feldman, 2012), ya que este individuo fue emparejado posteriormente con una hembra *Sociable* (*Woody*) y lo mismo, ocurriría con *Crash* y *Wonka*, en su variación en el *Estilo Conductual Nervioso-Relajado*, ya que *Crash* en el periodo adulto es *Nerviosa* y ha sido emparejada con *Wonka* que en el periodo adulto es *Relajado*. Por tanto, es probable que hubiera una adaptación al *Estilo Conductual* entre las parejas, para que se genere una mayor complementariedad entre ellos y mayor equilibrio en el cuidado de las crías.



-----CONCLUSIONES-----

8. CONCLUSIONES

1. Nuestros resultados avalan la existencia de Estilos Parentales en *C. jacchus*, al igual que ocurre en otras especies del viejo mundo (Ej: *M. mulatta*).
2. Se han podido identificar dos *Estilos Parentales* para el marmosete común: *Rechazante y Protector*. *El Estilo Parental Protector se caracteriza por aquellos individuos que más Transportan, más Solicitan Transporte, más Espulgan, Juegan, Contactan e Inspeccionan a las crías y, en el caso de las hembras, más dan de mamar. El Estilo Parental Rechazante se caracteriza, por manifestar más Rechazos de Transporte, más Agresiones hacia las crías y más Finalizaciones de Contacto con las mismas.*
3. Se han podido clasificar a los progenitores de tití común dentro de los Estilos Conductuales *Sociables-No Sociables y Nerviosos-Relajados*, obteniéndose una correlación entre las conductas Afiliativas: Inicios de Contactos, Contacto, Espulgamiento y la Recepción de Espulgamiento con el *Estilo Conductual Sociable* y entre las conductas de Rechazo hacia otros miembros del grupo como Agresiones, Finalizaciones de Contactos y las conductas solitarias como el Forrajeo Visual con el *Estilo Conductual No Sociable*. *Así mismo, existe una correlación del Estilo Conductual Nervioso con las variables de Marcaje y AutoEspulgamiento y una correlación del Forrajeo Visual con el Estilo Conductual Relajado. Aunque en hembras se ha observado la existencia de una correlación positiva del Estilo Conductual Nervioso con las variables Marcaje, Vigilancia y AutoEspulgamiento y en el caso de los machos solamente con Marcaje y AutoEspulgamiento*

4. Nuestro estudio parece avalar una influencia del sexo en los progenitores para los Estilos Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado ya que, en general, parece que las hembras son menos Sociables y más Nerviosas que los machos.
5. Se ha encontrado una relación entre el *Estilo Parental Protector* y los *Estilos Conductuales Sociable y Relajado* y una relación entre el *Estilo Parental Rechazante* y los *Estilos Conductuales No Sociable y Nervioso*, tanto para machos como para hembras.
6. Se ha podido clasificar a las crías dentro de los *Estilo Conductuales Dependientes e Independientes*, observándose que conductas como el Contacto, Inicios de Contacto, el Transporte, el Llanto y la Lactancia son características del *Estilo Conductual Dependiente*, y otras conductas como Finalizaciones de Contacto y Rechazos características de un *Estilo Conductual Independiente*.
7. Se ha podido clasificar a las crías dentro de los *Estilo Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado*, siendo aquellas que manifiesten mayores tasas de Agresiones, de Juego Solitario, Forrajeo Visual y Finalizaciones de Contacto las que tienen *Estilo Conductual No Sociable*, y las que manifiesten más Inicios de Contacto, Contactos, Juego Social y Espulgamiento a otros individuos las que tendrán un *Estilo Conductual Sociable*.
8. En nuestro estudio parece que se observa una relación entre los Estilos Parentales y el grupo originario, aunque no podemos discernir si la similitud encontrada entre los individuos se deba a factores genéticos o de aprendizaje, o a ambos

9. Todas las crías que han sido clasificadas como *Dependientes* son hijas de parejas de progenitores con *Estilo Paternal Protector* a excepción de *Cho*, y todas las crías categorizadas como *Independientes* son descendientes de progenitores con *Estilo Paternal Rechazante*.
10. Nuestros resultados apoyan que, en general, la categorización de las crías como *Dependientes o Independientes* depende del *Estilo Parental* de sus madres, ya que para las crías descendientes de progenitores con Estilos Parentales opuestos o complementarios, en general, son *Dependientes o Independientes*, según el *Estilo Maternal*, (a excepción de *Cho* y *Cotton*) existiendo una relación, por tanto, entre el *Estilo Maternal Protector* y el *Estilo Conductual Dependiente*, y entre el *Estilo Maternal Rechazante* y el *Estilo Conductual Independiente*.
11. Nuestros resultados avalan que existe una relación entre el *Estilo Parental* y los *Estilos Conductuales* de las crías, ya que, aquellas crías hijas/os, de progenitores *Rechazantes*, desarrollarían una independencia más temprana y, por tanto, en un futuro invertirán más tiempo en la exploración del ambiente, siendo más exploradoras, por tanto, con *Estilo Conductual Relajado* y además serán menos *Sociables* con otros individuos. Por tanto, aquellas crías descendientes de progenitores *Protectores* serán más *Sociables* con otros miembros del grupo y más *Nerviosas* frente a estímulos externos.
12. Al estudiar algunos de los individuos desde el punto de vista de cría y de progenitor se observa que todos han modificado alguno de los *Estilos Conductuales Sociable-No Sociable y Nervioso-Relajado* en su periodo adulto, esto podría deberse a la existencia de una adaptación al *Estilo Conductual* entre las parejas, para que se genere una mayor complementariedad entre ellos y mayor equilibrio en el cuidado de las crías.

9. REFERENCIAS

- Abbott, D.H. (1978). The physical, hormonal and behavioural development of the common marmoset, *Callithrix jacchus*. 99-106. in Biology and behavior of marmosets. H. Rothe; H.J. Wolters; J.P. Hearn, eds. Gottingen, Eigenverlag H. Rothe
- Abbott, D.H. (1984). Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *American Journal of Primatology* 6:169–186.
- Abbott, D.H. (1989). Social suppression of reproduction in primates. En V. Standen y R.A. Foley (Eds.), *Comparative socioecology. The behavioural ecology of humans and other mammals*. V (pp. 285-304). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Abbott, D.H. (1993) Social conflict and reproductive suppression in marmoset and tanu&r monkeys, in *Primate Social Conflict* (Mason, W.A. and Mendoza, S.P., eds). 331-372, State University of New York Press
- Abbot D.H., y Hearn J. P. (1978). Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.* 53: 155-166.
- Achenbach, G.G., y Snowdon, C.T. (2002). Costs of caregiving: weight loss in captive adult male cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) following the birth of infants. *Int. J. Primatol.* 23: 179-189
- Achenbanch G. G., Snowdon C. T., (1998). Response to sibling birth in juvenile cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Behav.* 135: 845-86
- Aguilera, E. (2014). Influencia del cuidado parental en el estilo de afrontamiento de las crías del tití común (*Callithrix jacchus*). Trabajo Fin de Máster. Universidad Autónoma de Madrid.
- Alonso, B. (2011). Análisis preliminar sobre la existencia de Estilos Parentales en individuos reproductivos del marmosete común (*C. jacchus*). Trabajo de Iniciación a la Investigación. Universidad Autónoma de Madrid.

- Alonso, C. y Langguth, A. (1989). Ecología e comportamento de *Callithrix jacchus* (Primates: Callitrichidae) numa ilha de floresta atlântica. *Revta. Nordest. Biol.* 6 (2): 105-137
- Altemus, M., Deuster, P. A., Gallivan, E., Carter, C. S. and Gold, P. W. (1995) Suppression of hypothalamic–pituitary–adrenal responses to exercise stress in lactating women. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism* 80, 2954–2959.
- Altemus, M., Redwine, L.S., Leong, Y.M., Frye, C.A., Porges, S.W., Carter, C.S. (2001): Responses to laboratory psychosocial stress in postpartum women. *Psychosom Med* 63:814–821.
- Alter M.D., Gilani A.I., Champagne F.A., Curley J.P., Turner J.B., Hen R. (2009). Paternal transmission of complex phenotypes in inbred mice. *Biol Psychiatry*. 66: 1061-1066.
- Altmann, J. (1980). Baboon Mothers and Infants. *Harvard University Press, Cambridge, MA*
- Altmann, J. y Samuels, A. (1992). Costs of maternal care: Infant carrying in baboons. *Behav Ecol Sociobiol* 29:391–398.
- Amato, P.R. (1994). Father-child relations, mother-child relations, and offspring psychological well-being in early adulthood. *J Marriage Fam.* 56: 1031-1042
- Arruda, M. D., Yamamoto, M. E., Bueno O.F.A. (1986). Interactions between parents and infants, and infants-father separation in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 27: 215–228.
- Aureli, F. (1997). Post-conflict anxiety in non-human primates: the mediating role of emotion in conflict resolution. *Aggressive Behavior* 23:315–328.
- Baker A.J., Bales, K., and Dietz, J.M., (2002). Mating system and group dynamics in lion tamarins. In: Kleiman, D.G., and Rylands, A.B., (eds), *Lion Tamarins: Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp. 188-212.
- Baker, A.J., Dietz, J.M., Kleiman, D.G. (1993). Behavioural evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. *Anim Behav* 46:1091-1103

- Baker A.J., y Woods, F. (1992). Reproduction of the emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparisons to cotton-top and golden lion tamarins. *Am. J. Primatol.* 26: 1-10
- Baldwin, J.D., Baldwin, J.I. (1974). Effects of food ecology on social play: a laboratory simulation. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 40:1–14.
- Bamshad, M., Novak, M.A., de Vries, G.J. (1994). Cohabitation alters vasopressin innervation and paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Physiol Behav.* 56: 751–758.
- Barros, M., Boere, V., Mello Jr., E. L., & Tomaz, C. (2002). Reactions to potential predators in captiveborn marmosets (*Callithrix penicillata*). *International Journal of Primatology*, 23, 443–454. *J. Reprod. Fertil.* 90: 563-570.
- Bateson, P. (1994). The dynamics of parent-offspring conflict relationships in mammals. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 399-403.
- Becker, K., Abraham, A., Kindler, J., Helmeke, C., Braun, K. (2007). Exposure to neonatal separation stress alters exploratory behavior and corticotropin releasing factor expression in neurons in the amygdala and hippocampus. *Dev. Neurobiol*; 67: 617-629.
- Belcher, A.M., Eppler, G., Greenfield, K.L., Richards, L.E., Kuderling, I., Smith III, A.B. (1990). Proteins: biologically relevant components of the scent marks of a primate (*Saguinus fuscicollis*). *Chem Senses* 15, 431-446.
- Belsky J., Ruttle P.L., Boyce WT, Amstrong, J.M, Essex M.J. (2015). Early adversity, elevated stress physiology, accelerated sexual maturation, and poor health in female. *Dev. Psychol.* 51, 816-822.doi: 10. 1037/dev0000017)
- Berghänel A., Heistermann M., Schülke O., y Ostner J. (2016) Prenatal stress effects in a wild, long-lived primate: predictive adaptive responses in an unpredictable environment. *Proc R, Soc. B* 283: 20161304
- Berman, C.M. (1990). Intergenerational transmission of maternal rejection rates among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago. *Anim Behav.* 44:247– 58.

- Berman, C. M., Rasmussen, K. L. R., & Suomi, S. J. (1994). Responses of free-ranging rhesus monkeys to a natural form of maternal separation: I. Parallels with mother–infant separation in captivity. *Child Development*, 65: 1028–1041
- Biben, M., Champoux, M. (1999). Play and stress: cortisol as a negative correlate of play. In: Reifel S, editor. *Saimiri. Play and Culture Studies*. 191–208.
- Birnie A.K., Taylor J.H., Cavanaugh J., French J.A. (2013) Quality of maternal and paternal care predicts later stress reactivity in the cooperatively-breeding marmoset (*Callithrix geoffroyi*). *Psychoneuroendocrinology*. 38: 3003-3014.
- Biro, A. P. y Stamps, A. J. (2007). “Are animal personality traits linked to life-history productivity?”. *Trends in ecology and evolution*, 23: N°7
- Boccia, M. L., Scanlan, J. M., Laudenslager, M. L., Berger, C. L., Hijazi, A. H. & Reite, M. L. (1997). Juvenile friends, behavior, and immune responses to separation in bonnet macaque infants. *Physiology & Behavior*, 61: 191-198.
- Bolig, R., Price, C.S., O’Neill, P.L., Suomi, S.J. (1992). Subjective assessment of reactivity level and personality traits of rhesus monkeys. *Int J Primatol* 13:287–306.
- Bowlby, J. (1969). Attachment and Loss. *Attachment (1)*. New York: Basic Books.
- Box, H. O., (1977). Quantitative data on the carrying of young captive monkeys (*Callithrix jacchus*) by other members of their family groups. *Primates*, 18(2): 457-484
- Braun, K. y Champagne, F.A. (2014). Paternal influences on offspring development: behavioural and epigenetic pathways. *J Neuroendocrinol*; 26: 697–706.
- Bredy, T.W., Brown, R.E., Meaney, M.J. (2007). Effect of resource availability on biparental care, and offspring neural and behavioral development in the California mouse (*Peromyscus californicus*). *Eur J Neurosci*. 25: 567-575
- Bridges, R. (2008). Neurobiology of the parental brain. San Diego, CA: Academic Press.
- Buchan, J. C., Alberts, S. C., Silk, J. B. y Altmann, J. (2003). True paternal care in a multimale primate society. *Nature* 425: 179–181

- Buckner, J.C., Lynch Alfaro, J., Rylands, A.B., Alfaro, M.E., 2015. Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Mol. Evol. Phylogenet.* 82 (PB), 413– 425.
- Burley, N. (1988). The differential-allocation hypothesis – an experimental test. *Am Nat*; 132: 611-628
- Caine, N.G. (1993) Flexibility and co-operation as unifying themes in *Saguinus* social organization and behaviour: The role of predation pressures. In Rylands AB (ed), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford: Oxford University Press. 200–219.
- Caldji, C., Diorio, J., Meaney, M.J. (2000) Variations in maternal care in infancy regulate the development of stress reactivity, *Biol.Psychiatr.* 48: 1164–1174.
- Caldji, C., Tannenbaum, B., Sharma, S., Francis, D., Plotsky, P.M., y Meaney, M.J. (1998). Maternal care during infancy regulates the development of neural systems mediating the expression of fearfulness in the rat. *PNAS Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 95, 5335-5340. Doi: 10.1073/pnas.95.9.5335
- Cantoni, D. y Brown, R.E., (1997). Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. *Trends Ecol Evol*: 9: 294-297
- Caperos, J. M. (2009). Conflicto durante la independencia de las crías en el sistema de crianza cooperativa del tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*). Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Capitani, J.P. (1999). Personality dimensions in adult male rhesus macaques: prediction of behaviors across time and situation. *Am J Primatol* 47:299–320.
- Capitani, J.P. y Widaman, K.F. (2005). Confirmatory factor analysis of personality structure in adult male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology.* 65:289–294
- Carere, C. y Maestripietri, D. (2013) Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution. The University of Chicago Press, Chicago, IL.

- Carranza, A. J. (2003). Evolución del cuidado parental. En: Soler M (Ed). Evolución. La base de la Biología. Granada: Proyecto Sur Ed. p. 193-212.
- Cassidy, J. (2000). The complexity of the caregiving system: A perspective from attachment theory. *Psychological Inquiry*, 11, 86–91.
- Caton, J.M., Hill, D.M., Hume, I.D., Crook, G.A., (1996). The digestive Strategy of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*). *Comp. Biochem. Physiol.* Vol 114A Nº1, 1-8
- Cavanaugh, J., French, J.A. (2013). Post-partum variation in the expression of paternal care is unrelated to urinary steroid metabolites in marmoset fathers. *Horm. Behav.* 64, 551-558
- Cavigelli, S.A., Ragan, C.M., Barret, C.E., y Michael, K.C. (2010). Within-litter variance in rat maternal behaviour. *Behavioural Processes*, 84, 696-704.
- Champagne, F.A., Francis, D., Mar, A., y Meaney, M.J. (2003). Variations in maternal care in the rat as a mediating influence for the effects of environment on development. *Physiology and Behavior*, 79, 359-371. doi: 10. 1016/S0031-9384(03)00149-5
- Champoux, M., Suomi, S.J. (1994). Behavioral and adrenocortical responses of rhesus macaque mothers to infant separation in an unfamiliar environment. *Primates* 35:191–202.
- Chapais, B. (2001). Primate nepotism: what is the explanatory value of kin selection? *Intl J Primatol* 22:203–229
- Charpentier, M.J.E., Widdig, A., Alberts, S.C. (2007). Inbreeding depression in non-human primates: a historical review of methods used and empirical data. *Am J Primatol* 69:1370–1386.
- Clara E., Tommasi L., Rogers L. (2008). Social mobbing calls in common marmosets (*Callithrix jacchus*): effects of experience and associated cortisol levels, *Anim. Cogn.* 11 349–358.
- Clark, C., (1977). A preliminary report on weaning among chimpanzees of the Gombe National Park, Tanzania. In: Chevalier-Skolnikoff, S., Poirier, F. (Eds.), *Primate Bio-Social Development*. Garland Press, New York, pp. 235-260.

- Clarke A.S y Snipes M., (1998). Early behavioral development and temperamental traits in mother-vs peer-reared rhesus monkeys. *Primates*, 39 (4): 433-448
- Cleveland J., and Snowdon C.T., (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). Department of Psychology, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin. *Anim. Behav.*, 32: 432-444
- Clutton-Brock T. H., (1991). The evolution of Parental care. Princeton, *New Jersey*. Princeton University Press.
- Coe, C.L., Weiner, S.G., Rosenberg, L.T., Levine, S. (1985). Endocrine and immune responses to separation and maternal loss in nonhuman primates. In: ReiteM, FieldT, editors. *The psychobiology of attachment and separation*. New York: Academic Press. 163–200.
- Collinge N., (1991). The development of social cognition in four species of nonhuman primates", *Ph.D. dissertation, U of A*.
- Colmenares, F., Lozano, M.G., Torres, P. (1994). Harem social structure in a multiharem colony of baboons (*Papio spp.*): a test of the hypothesis of the “star-shaped” sociogram. In: Roeder JJ, Thierry B, Anderson JR, Herrenschmidt N (eds) *Current primatology*, vol. ii: Social development, learning and behaviour. Univ. Louis Pasteur, Strasbourg. 93–101
- Crean, A.J., y Marshall, D.J. (2009). Coping with environmental uncertainty: dynamic bet hedging as a maternal effect. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364: 1087-1096
- Crump, M. L. (1981). Variation in propagule size as a function of environmental uncertainty for tree frogs. *American Naturalist*, 117: 724–737
- Dawson, G. A., (1976). Behavioral ecology of the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus*. Unpubl. Ph.D. , dissertation, Michigan State Univ., East Lansing
- Dawkins, R. (1982). The Extended Phenotype : The Gene as the Unit of Selection. Oxford University Press: Oxford
- Dennis, J.C., Smith, T.D., Bhatnagar, K.P., Bonar, C.J., Burrows, A.M., Morrison, E.E. (2004). Expression of neuron-specific markers by vomeronasal neuropithelium in six species of primates. *Anat. Rec. A* 281A, 1190-1200

- Dettling A., and Pryce, C.R. (1999). Hormonal monitoring of age at sexual maturation in female Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*) in their family groups. *Am. J. Primatol.* 48: 77-83
- DeVore, I. (1963). A comparison of the ecology and behavior of monkeys and apes. In *Classification and Human Evolution*, ed. S. L. Washburn, 37:30 1-19. Chicago; Aldine, Viking Fund Publ. Anthropol.
- Dietz, J.M., Baker, A.J. y Miglioretti D. (1994). Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.* 24. 115–132.
- Digby L.J., (1995) Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*. Part II: Intragroup social behavior. *Primates* 36.
- Digby L.J., Ferrari S.F., (1994). Multiple breeding females in free-ranging groups of *Callithrix jacchus*. *International journal of primatology*, 15, 389-397
- Digby L.J., Ferrari S.F. y Saltzman W., (2007); *Callitrichines: The role of competition in cooperatively breeding species*. In *primates in perspective*, edited K.C. MacKinnon, M. Panger, S. Bearder, C. Campbell, and A. Fuentes, Oxford University Press
- Digby, L.J., Saltzman, W. (2009). Balancing cooperation and competition in callitrichine primates: examining the relative risk of infanticide across species. In: Davis LC, Ford SM, Porter LM, editors. *The smallest anthropoids: the marmoset/Callimico radiation*. Berlin: Springer. 135–153
- Dix, T. (1991). The affective organization of parenting: adaptive and maladaptive processes. *Psychological Bulletin* 110: 3–25.
- Dixon, A., y George, A. (1982). Prolactin and parental behavior in a male new world primate. *Nature* 299, 551-553. (doi:10.1038/299551a0).
- Dixon, A.F. y Lunn, S.F. (1987). Post-partum changes in hormones and sexual behaviour in captive groups of marmosets (*Callithrix jacchus*). *Physiol. Behav.*, 41(3), 577-583
- Duboscq, J., Agil, M., Engelhardt, A., Thierry, B. (2014). The function of postconflict interactions: new prospects from the study of a tolerant species of primate. *Animal Behaviour* 87:107–120.

- Dziminski, M. A. & Roberts, J. D. (2006). Fitness consequences of variable maternal provisioning in quacking frogs (*Crinia georgiana*). *Journal of Evolutionary Biology* **19**, 144–155.
- Eaton, G.G., Johnson, D.F., Glick, B.B., Worlein, J.M. (1985). Development in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): sexually dimorphic behavior during the first year of life. *Primates* 26:238–248.
- Eley, T.C., Liang, H., Plomin, R., Sham, P., Sterne, A., Williamson, R., & Purcell, S. (2004). Parental familial vulnerability, family environment, and their interactions as predictors of depressive symptoms in adolescents. *Journal of the American Academy of Child and Adolescent Psychiatry*, **43**, 298–306.
- Ember C. y Ember M. (1994). War, socialization, and interpersonal violence. *J Conflict Resolut.* 38: 26
- Emlen, S. T. (1991). Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. In *Behavioral ecology. An evolutionary approach* (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies). 301–337. Oxford: Blackwell.
- Emlen, S. T. y Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215–223.
- Epple, G. (1968). Comparative studies on vocalization in marmoset monkeys (Hapalidae). *Folia Primatol.* (Basel) 8: 1- 40.
- Epple G., (1975). Parental behavior in *Saguinus fuscicollis* ssp. (Callitrichidae). *Folia Primatol.* 24. 221-238
- Epple, G. (1978): Lack of effects of castration on scent marking displays and aggression in a South American primate (*Saguinus fuscicollis*). *Horm Behav* 11: 139-150.
- Epple, G., Alvenário, M. C., Katz, Y. (1982). The role of chemical communication in aggressive behaviour and its gonadal control in the tamarin (*Saguinus fuscicollis*). In: Snowdon, C. T.; Brown, C. H. & Petersen, M. R. (eds.). *Primate communication*. Cambridge University Press, Cambridge, USA. 279-302.

- Epplé, G., Belcher, A. M., Smith, A. B., III. (1986). Chemical signals in callitrichid monkeys: A comparative review. In D. Duvall, D. Müller-Schwarze, & R. M. Silverstein (Eds.), *Chemical signals in vertebrates: Ecology, evolution and comparative biology*. 4: 653-672. New York: Plenum Press.
- Epplé, G., Belcher, A. M., Kiiderling, I., Zeller, U., Scolnick, L., Greenfield, K. L., & Smith, A. B., III. (1993). Making sense out of scents: Species differences in scent glands, scent-marking behaviour, and scent-marking composition in the Callitrichidae. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: Systematic, behaviour, and ecology*. 123-151. Oxford, England: Oxford University Press
- Epplé G., y Katz, Y. (1980). Social influences on first reproductive success and related behaviors in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae). *Int. J. Primatol.* 1: 171-183
- Epplé, G. y Smith, III A.B. (1985). The primates II: a case study of the saddle-back tamarin, *Saguinus fuscicollis*. En R.E. Brown y D.W. Macdonald (Eds.), *Social Odours in Mammals*. Vol. 2: 739-769. Oxford: Clarendon press.
- Fairbanks, L.A. (1990). Reciprocal benefits of allomothering for female vervet monkeys. *Animal Behaviour* 40:553–562.
- Fairbanks, L.A., (1996); Individual differences in maternal style. Causes and consequences for mothers and offspring. *Journal of Comparative Psychology*, 115, 28-29
- Fairbanks, L. A. y McGuire, M. T. (1987). Mother-infant relationships in vervet monkeys: response to new adult males. *Int. J. Primatol.*, 8, 351-366.
- Fairbanks, L.A., McGuire, M.T. (1988). Long-term effects of early mothering behavior on responsiveness to the environment in vervet monkeys. *Dev. Psychobiol.* 21: 711–724
- Fairbanks, L. A. y McGuire, M. T. (1995). Maternal condition and the quality of maternal care in vervet monkeys. *Behaviour*, 132: 733–754

- Feinberg, M.E., Neiderhiser, J.M., Simmens, S., Reiss, D., y Hetherington, E.M. (2000). Sibling comparison of differential parental treatment in adolescence: Gender, self-esteem, and emotionality as mediators of the parenting-adjustment association. *Child Development*, 71, 1611-1628. doi:10.1111/1467-8624.00252.
- Feistner, A.T.C. y Price, E.C., (1990); Food-sharing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia primatologica*, 54: 34-45
- Feldman, R. (2012). Oxytocin and social affiliation in humans. *Horm Behav.* 61: 380-391
- Ferrari, S.F. (1987). Food transfer in a wild marmoset group. *Folia Primatologica*, 48: 203-206.
- Ferrari, S.F., (1988). The behaviour and ecology of the buffy-headed marmoset, *Callithrix flaviceps* (O. Thomas, 1903) [PhD thesis] University College, London
- Ferrari, S.F. (1992). The care of infants in a wild marmoset (*Callithrix flaviceps*) group. *American Journal of Primatology*, 26, 109-118.
- Ferrari, S.F. (1993). Ecological differentiation in the Callitrichidae. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology*. 314-328. Oxford: Oxford University Press.
- Ferrari, S.F. y Diego, V.H. (1992). Long-term changes in a wild marmoset group. *Folia Primat.* 58: 215 -218.
- Fiorini, V. D., y Rabuffetti, F.L. (2003). Cuidado parental en el Churrinche (*Pyrocephalus rubinus*): contribución relativa del macho y de la hembra. *Hornero* (1) 18:31–35.
- Fleming, A.S. y Luebke, C. (1981). Timidity prevents the virgin female rat from being a good mother: emotionality differences between nulliparous and parturient females. *Physiology and Behavior* 27:863–868
- Flinn, M.V. y England, B.G. (1997). Social economics of childhood glucocorticoid stress response and health. *Am J Phys Anthropol.* 102: 33-53

- French, J. A. y Stribley, J. A., (1987). Synchronization of ovarian cycles within and between social groups in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology* 12: 469-478
- French, J. A., Bales, K. L., Baker, A.J., Dietz, J. M. (2003). Endocrine monitoring of wild dominant and subordinate female *Leontopithecus rosalia*. *Int. J. Primatol.* 24: 1281-1300
- French, J. A., De Vleeschouwer, K., Bales, K., Heistermann, M. (2002). Lion tamarin reproductive biology. In: Kleiman, D. G., and Rylands, A. B. (eds.) *Lion Tamarins: Biology and Conservation*. *Smithsonian Institution Press*, Washington DC. 133-156
- Garber, P.A. (1993). Feeding ecology and behaviour of the genus *Saguinus*. *En Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology*. 273-295. Oxford University press.
- Garber, P.A. (1997). One for all and breeding for one: cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evol. Anthropol*, 5: 187-222
- Garber, P.A. y Leigh, S.R. (1997). Ontogenetic variation in small-bodied New World primates: Implications for patterns of reproduction and infant care. *Folia Primatologica*. 68: 1-22.
- Garber, P.A., Moya, L. y Malaga, C. (1984). A preliminary field study of the moustached tamarin monkey (*Saguinus mystax*) in Northeastern Peru: Questions concerned with the evolution of a communal breeding system. *Folia Primaolt.*, 42:17-32.
- Garber PA, Moya L, Pruett JD, Ique C. (1996). Social and seasonal influences on reproductive biology in male mustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Am J Primatol* 38:29–46
- Garber, P.A., Rosenberger, A.L. y Norconk, M.A. (1996). Marmosets misconceptions. En M.A. Norconk, A.L. Rosenberger y P.A. Garber (Eds.), *Adaptative Radiations of Neotropical Primates*. New York: Plenum Press.
- Garbino. G.S.T., (2015). How many marmoset (Primates: Cebidae: Callitrichinae) genera are there? A phylogenetic analysis based on multiple based on multiple morphological systems. *Cladistics*, 31: 652-678. doi: 10.1111/cla.12106

- Ginther A.J., Carison, A. A., Ziegler, T.E., and Snowdon, C.T. (2002). Neonatal and pubertal development in males of a cooperatively breeding primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Biol. Reprod.* 66: 282-290
- Goldizen A. W. (1987). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20:99-109.
- Goldizen A. W. (1990). A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. *International Journal of Primatology* 11: 63-83
- Goldizen A. W. (2003). Social monogamy and its variations in callitrichids: Do these relate to the costs of infant care?. En U. H. Reichard y C. Boesch. (eds.). *Monogamy: Mating strategies and partnerships in birds, human and other mammals.* 232-247
- Gomendio, M. (1990). The influence of maternal rank and infant sex on maternal investment trends in rhesus macaques: birth sex ratios, interbirth intervals and suckling patterns. *Behav Ecol Sociobiol* 27: 365–375
- Gomendio M (1991) Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques. *Anim Behav.* 42: 993–1005
- Gos T., Bock J., Poeggel G., Braun K., (2008) Stress- induced synaptic changes in the rat anterior cingulate cortex are dependent on endocrine developmental time windows. *Synapse*; 62: 229-232
- Gowaty, P.A., Andreson, W.W., Bluhm, C.K., Drickamer, L.C., Kim, Y.K., Moore, A.J. (2007). The hypothesis of reproductive compensation and its assumptions about mate preferences and offspring viability. *Proc Natl Acad Sci USA.* 104: 15023- 15027
- Grossmann, K., Grossmann, K.E., Fremmer- Bombik, E., Kindler, H., Scheuerer-Englisch, H., Zimmermann, P. (2002). The uniqueness of the child-father attachment relationship: fathers' sensitive and challenging play as a pivotal variable in a 16-year longitudinal study. *Soc Dev.* 11: 301-337
- Groves, C.P. (2001). *Primate Taxonomy*. Washington, DC: *Smithsonian Institution Press*.
- Hane, A.A., Cheah, C.S.L., Rubin, K.H., Fox, N.A. (2008). The role of maternal behavior in the relation between shyness and social withdrawal in early childhood and social withdrawal in middle *childhood*. *Soc. Dev.* In press

- Harlow, H. F. (1958). The Nature of Love. *American Psychologist*, 13, 673-685
- Harlow, H.F. (1969). Age-mate or peer affectional system. *Adv Stud Behav* 2:333–383.
- Harlow, H.F. y Suomi, S.J. (1971). Social recovery by isolation-reared monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 68, 1534–1538.
- Harlow, H.F., Dodsworth, R.O., Harlo, M.K. (1965). Total social isolation in monkey. *Proc Natl Acad Sci USA*; 54:90–97
- Harlow, H.F., McKinney, W.T. (1971). Nonhuman primates and psychoses. *J Autism Childhood Schizophrenia*. 1: 368-375.
- Hartwig, W.C. (1996). Perinatal life history traits in New World monkeys. *Am. J. Primatol.*, 40, 99-130.
- Hearn J.P., (1983). The common marmoset (*Callithrix jacchus*). In: Hearn, J.P.(ed.) *Reproduction in New World Primates*. MTP Press, Lancaster. 183-215
- Heijmans B.T., Tobi E.W., Stein A.D., Putter H., Blauw G.J., Susser E.S. Slagboom P.E., Lumey L.H. (2008). Persistent epigenetic differences associated with prenatal exposure to famine in humans. *Proc Natl Acad Sci USA*. 105: 17046-17049
- Heinsohn, R., Double, M.C. (2004). Cooperate or speciate: new theory for the distribution of passerine birds. *Tree*. 19: 55–57.
- Hemelrijk C.K., (1994): Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Anim. Behav.* 48: 479-481
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*. Chicago: The University of Chicago press.
- Heymann, E.W. (1987). A field observation of predation on a moustached tamarin (*Saguinus mystax*) by an anaconda. *International Journal of Primatology*, 8: 193-195.
- Heymann, E.W. (2000). The number of adult males in callitrichine groups and its implications for callitrichine social evolution. En PM Kappeler (Ed.), *Primate males: Causes and consequences of variation in group composition*. 64-71. Cambridge: Cambridge University Press.

- Higley, J. D., Hopkins, W. D., Thompson, W. W., Byrne, E. A., Hirsh, R. M. & Suomi, S. J. 1992. Peers as primary attachment sources in yearling rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Developmental Psychology*, 28: 1163-1171.
- Higley, J.D., Suomi, S.J., Linnoila, M. (1996). A non-human primate model of type II excessive alcohol consumption? parts 1, 2. *Alcohol Clin Exp Res.* 20: 629–651
- Hill, D.A. (1986). Social relationships between adult male and immature rhesus macaques. *Primates*. 27: 425-440.
- Hinde, R.A. (1958). Alternative motor patterns in chanffinsh song. *Anim. Behav.* 6: 211-218
- Hinde, R.A. (ed) (1969) Bird vocalizations. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Hinde R. A. (1972). Social behavior and its development in subhuman primates. *Condon Lectures, Oregon State System of Higher Education. Oregon*
- Hinde, R. A. (1974). Biological basis of human social behavior. New York: Academic Press.
- Hinde, R. A. (1977). Mother-infant separation and the nature of inter-individual relationships: Experiments with rhesus monkeys. *Proc. Roy. SOC. Lond.* 196: 29-50.
- Hinde R. A., (1983); Primate Social Relationships. An integrated approach *Blackwell scientific publications*. LTD. Oxford.384
- Hinde, R.A. y Atkinson, S. (1970). Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in rhesus monkeys. *Animal Behaviour* 18:169–176.
- Hinde R. A. y Spencer-Booth Y., (1967); The behaviour of socially living rhesus monkeys in their first two and half years. *Animal Behavior*,169-196
- Hinde R. A. y Spencer-Booth Y., (1971). Towards understanding individual differences in rhesus mother- infant interaction. *Anim. Behav.* 19: 165-173
- Hoage, R.J. (1982). Social and physical maturation in captive lion tamarins *Leontopithecus rosalia rosalia*. *Smithson. Contrib. Zool.* 354: 1-60

- Hoffman, I.M., Shradin, C., Geissman, T. (2007). Radiographic evaluation of neonatal skeletal development in *Callimico goeldii* reveals closer similarity to *Callithrix jacchus* than to *Saguinus oedipus*. *Am J Primatol.* 69:420–433.
- Hooley, J. M. y Simpson, M. J. A. (1981). A comparison of primiparous and multiparous mother–infant dyads in *Macaca mulatta*. *Primates*, 22: 379–392.
- Horr, D.A. Orangutan maturation: Growing up in a female world (1977). In *Primate bio-social development*. S. Chevalier-Skolnikoff and F.E. Poirier, eds. New York, Garland. 289–321
- Huntingford, F.A. (1976) The relationship between antipredator behavior and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback. *Anim. Behav.* 24: 245–260
- Ingram, J.C., (1977); Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Behavior*, 25: 811-827
- Itoh, K. (2002). Personality research with non-human primates: theoretical formulation and methods. *Primates* 43: 249–261.
- Izawa, K., (1978). A field study of the ecology and behaviour of the black-mantle tamarin (*Saguinus nigricollis*). *Primates*, 19: 241-274
- Jay, P. (1963). Mother-infant relations in langurs. In *Maternal Behavior in Mammals*, ed. H. L. Rheingold, 282-304. N.Y: Wiley
- Johnson, E.O., Kamilaris T.C., Calogero A.E., Gold P.W y Chrousos, G.P (1995); Effects of early parenting on growth and development in a small. *Pediatric Research* 39:999-1005.
- Kaati, G., Bygren, L.O., Pembrey, M., Sjostrom, M. (2007). Transgenerational response to nutrition, early life circumstances and longevity. *Eur J Hum Genet.* 15: 784- 790
- Kaplan, G. y Rogers, L.J. (2006). Head cocking as a form of exploration in the common marmoset and its development. *Dev Psychobiol.* 48: 551–560

- Kato, Y., Gokan, H., Oh-Nishi, A., y cols., (2014). Vocalizations associated with anxiety and fear in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Behavioural Brain Research* 275:43–52.
- Keenleyside, M.H.A. (1983). Mate desertion in relation to adult sex-ratio in the biparental cichlid fish *Herotilapia multispinosa*. *Anim. Behav.* 31: 683–688.
- Kendeigh, S. C. (1952). Parental care and its evolution in birds. III. *Biol Monogr.* 22:1-358
- Kentner A.C., Abizaid A., Bielajew C. (2010). Modeling dad: animal models of paternal behavior. *Neurosci Biobehav Rev.*34: 438-451
- Kleiman D.G., Malcolm J.R. (1981). The evolution of male parental investment in mammals, *In Parental Care in Mammals, Gubernick DJ, Klopfer PH eds. New York, NY: Plenum Press.*
- Knapton, R.W. (1984) Parental investment: the problem of currency, *Can. J. Zool.* 62,2673-2674
- Koenig A y Rothe H., (1991); Social relationships and individual contribution to cooperative behaviour in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 32: 183-195
- Koolhaas, J.M., de Boer, S.F., Coppens, C.M. y Buwalda, B. (2010). Neuroendocrinology of coping styles: towards understanding the biology of individual variation. *Front Neuroendocrinol* 31:307–321.
- Koski, S.E. (2011). Social personality traits in chimpanzees: temporal stability and structure of behaviourally assessed personality traits in three captive populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 2161–2174.
- Kraemer, G. W. (1992). A psychobiological theory of attachment. *Behavioral and Brain Sciences*, 15, 493-541
- Kraemer, G. W. (1997). Psychobiology of early social attachment in rhesus monkeys. *Annals of the New York Academy of Science* 807, 401–418.
- Kraemer, G., Ebert, M., Schmidt, D., McKinney, W. (1991). Strangers in a strange land: a psychobiological study of infant monkeys before and after separation from real or inanimate mothers *Child Dev*; 62:548–566

- Kummer, H. (1967). Social organization of hamadryas baboons. (*Bibliotheca primat* 6). Basel: Karger
- Lack, D. (1968). Ecological Adaptations for Breeding in Birds. *London: Methuen*. 409
- Lambert, K.G., Franssen, C.L., Hampton, J.E., Rzucidlo, A.M., Hyer, M.M., True, M., Kaufman, C., Bardi, M. (2013). Modeling paternal attentiveness: distressed pups evoke differential neurobiological and behavioral responses in paternal and nonpaternal mice. *Neuroscience*. 234: 1-12
- Lancy, D.F., Siegel, B.J. (1980). Play in species adaptation. Annual review of anthropology IX. 471–495.
- Lawick-Goodall, J. van. 1967. Mother offspring relationships in free-ranging chimpanzees. *In Primate Ethology*, ed. D. Morris, 287-346. Chicago: Aldine
- Lázaro-Perea, C., (2001). Intergroup interactions in wild common marmosets *Callithrix jacchus*: territorial defence and assessment of neighbours. *Anim. Behav.* 62: 11–21
- Lázaro-Perea, C., Arruda, M. F., Snowden, C. T. (2004). Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*, 67: 627-636.
- Lee, P.C. (1996). The meanings of weaning: Growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology*, 5: 87-96.
- Levine, S., Johnson, D.F., Gonzalez, C.A. (1985). Behavioral and hormonal responses to separation in infant rhesus monkeys and mothers. *Behavioral Neuroscience* 99:399–410.
- Levine, S., Wiener, S.G. (1988). Psychoendocrine aspects of mother-infant relationships in nonhuman primates. *Psychoneuroendocrinology* 13:143–154.
- Libhaber, N. y Eilam, D. (2002). Social vole parents force their mates to baby-sit. *Dev Psychobiol.* 41: 236- 240

- Locke-Haydon, J. y Chalmers, N. R., (1981). The development of Infant- caregiver relationships in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Int. Journal of Primatology*. 4.: Nº1
- Löttker, P., Huck, M., Heymann, E.W., Heistermann, M. (2004). Endocrine correlates of reproductive status in breeding and nonbreeding wild female moustached tamarins. *International Journal of Primatology*, 25: 919-937.
- Lubach, G.R., Coe, C.L., Ershler, W.B. (1995). Effects of early rearing environment on immune responses of infant rhesus monkeys. *Brain Behav Immun* 9:31–46
- Lubach, G.R., Kittrell, E.M.W., Coe, C.L. (1992). Maternal influences on body temperature in the infant primate. *Physiol Behav* 51:987-994.
- Lunn, S. F., y Mc Neilly, A.S. (1982). Failure of lactation to have a consistent effect on interbirth interval in the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica* 37: 99-105
- Maestripieri, D. (1993a). Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulata*) II. Emotional bases of individual differences in mothering style. *Ethology*, 95: 32–42.
- Maestripieri, D. (1993b). Infant kidnapping in group-living rhesus macaques: Why don't mothers rescue their infants. *Primates* 34:211–216.
- Maestripieri, D. (1994a). Mother e infant relationships in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*). II. *The social environment. Behaviour*, 131: 97-113.
- Maestripieri, D. (1994b). Social structure, infant handling, and mothering styles in group-living Old World monkeys. *International Journal of Primatology* 15:531–553
- Maestripieri, D. (1995a). First steps in the macaque world: do rhesus mothers encourage their infants' independent locomotion? *Animal Behaviour* 49:1541–1549.
- Maestripieri, D. (1995b). Assessment of danger to themselves and their infants by rhesus macaque (*Macaca mulatta*) mothers. *Journal of Comparative Psychology* 109:416–420.

- Maestripieri, D. (1995c). Maternal responsiveness to infant distress calls in stump-tail macaques. *Folia Primatologica* 64:201–206.
- Maestripieri, D., Call, J. (1996). Mother-infant communication in primates. *Advances in the Study of Behavior* 25:613–642.
- Maestripieri, D. (1999). The biology of human parenting: insights from nonhuman primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23:411–422.
- Maestripieri, D. (2001). Intraspecific Variability in Parenting Styles of Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*): The Role of the Social Environment. *Ethology* 107: 237-248
- Maestripieri D. (2011). Emotions, stress, and maternal motivation in primates. *Am. Journal. Prim.* 73: 516-529
- Maestripieri, D. y Carroll, K.A., (1998a). Behavioral and environmental correlates of infant abuse in group-living pigtail macaques. *Infant Behav. Dev.* 21, 603–612.
- Maestripieri, D. y Carroll, K.A., (1998b). Risk factors for infant abuse and neglect in group-living rhesus monkeys. *Psychol. Sci.* 9, 143–145.
- Martin, P. (1984). The meaning of weaning. *Animal behaviour*, 32(4): 1257- 1259.
- Martin R. D., (1992). Goeldi and the dwarfs: The evolutionary biology of the small new world monkeys. *Journal of Human Evolution* 22: 367-393
- Massen, J. J. M., Sterck, E. H. M., de Vos, H. (2010). Close social associations in animals and humans: functions and mechanisms of friendship. *Behaviour*, 147: 1379-1412
- Matthews S.G. (2002). Early programming of the hypothalamo-pituitary-adrenal axis. *Trends Endocrinol. Metab.* 13: 373-380
- McCrae, R.R., Costa, P.T., Jr Ostendorf, F., Angleitner, A., Hrebickova, M., (2000). Nature over nurture: temperament, personality, and life span development. *J. Personal. Soc. Psychol.* 78:173–86
- McGinley, M. A., D. H. Temme , and M. A. Geber . 1987. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *American Naturalist* 130: 370–398.
- McNeilly, A.S., Howie, P.W. y Glasier, A. (1988). Lactation and the return of ovulation. En P. Diggory, M. Potts y S. Teper (Eds.), *Natural Human Fertility. Social and Biological Determinants*. 102-117. London: Mcmillan Press.

- Meaney, M.J. (2001). Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences. in stress reactivity across generations. *Annual Review of Neuroscience*, 24: 1611-1192. doi: 10.1146/annurev neuro. 24.1.1161
- Meaunier, J, C., Boyle, M., O'Connor, T. G., y Jenkins, J.M. (2013). Multilevel mediation: Cumulative contextual risk, maternal differential treatment, and children's behavior within families. *Child Development*, 84: 1594-1615. doi: 10. 1111/cdev. 12066
- Mehta P.H, Gosling D. S. (2008); "Bridging human and animal research: A comparative approach to studies of personality and health". *Brain, behaviour and immunity*, 22:651-661
- Mellou, E. (2006). Play theories: a contemporary review. *Early Child Development and Care* 102:91–100.
- Millar, L. (2006). Effects of mother and infant characteristics on parenting style, relationship quality and the social development of infant Hamadryas Baboon (*Papio hamadryas*). Disertation towards the degree of Master of Science by advanced study in Animal Behaviour. University of Exeter. England
- Miller, K.E., Bales, K.L., Ramos, J.H. y Dietz, J.M. (2006). Energy intake, energy expenditure, and reproductive costs of female wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.*, 68(11): 1037-1053.
- Mills, D.A., Windle, C.P., Baker, H.F. y Ridley, R.M. (2004). Analysis of infant carrying in large, well-established family groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 45: 259-265.
- Mittermeier, R. A., Rylands, A. B. & Coimbra-Filho, A. F. (1988). Systematics: Species and subspecies—an update. In (R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho & G. A. B. Fonseca, Eds), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, vol. 2: 13–75. Washington, D.C.: World Wildlife Fund
- Moore, C. y Power, K. (1992). Variation in maternal care and individual differences in play, exploration, and grooming of juvenile Norway rat offspring. *Dev Psychobiol* 25:165–182

- Moura, A. C. A., y Alonso, C. (2000). Sex and Age Differences in Foraging and Vigilance Behavior of Captive *Saguinus midas midas* (Primates: Callitrichidae). *A Primatologia no Brasil* 7: 223-238.
- Nash, L.T. (1978). The development of the mother–infant relationship in wild baboons (*Papio anubis*). *Anim. Behav.*, 26, 746–759.
- Nash L. T. (1986). Dietary, behavioral and morphological aspects of gummivory in primates. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 29: 113-137
- Nash, L. T., y Wheeler, R. L. (1982). Mother–infant relationships in nonhuman primates. In H. E. Fitzgerald, J. A. Mullins, & P. Gage (Eds.), *Child nurturance*. 21–61. New York: Plenum Press.
- Neal, S. J., & Caine, N. G. (2015). Scratching under positive and negative arousal in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 226: 216-226.
- Nettle D. y L. Penke. (2010). Personality: bridging the literatures from human psychology and behavioural ecology. *Philos Trans R Soc B*. 365:4043–4050.
- Nicolson, N.A. (1987). Infants, mothers, and other females. In “Primate Societies” (B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, and T. T. Struhsaker, eds.). 330-342. Univ., of Chicago Press, Chicago.
- Nievergelt C. M., Digby L. J., Ramakrishan U., and Woodruff; D. S. (2000). Genetic analysis of group composition and breeding system and a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. *Int. J. Primatol.* 21: 1-20.
- Nowak, R.M. (1999). *Primates of the World*. Baltimore y London: *The Johns Hopkins Univ. Press*.
- Nunes S., Fite J.E., French J.A. (2000). Variation in steroid hormones associated with infant care behaviour and experience in male marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Anim Behav.* 60: 857-865

- Pan P., Fleming A.S., Lawson J.M., McGowan P.O. (2014). Within- and between-litter maternal care alter behavior and gene regulation in female. *Offspring Behavioral*. 128 (6): 736-748
- Pembrey, M.E., Bygren, L.O., Kaati, G., Edvinsson, S., Northstone, K., Sjöström, M., Golding, J., Team A.S. (2006). Sex-specific male-line transgenerational responses in humans. *Eur J Hum Genet*. 14: 159-166
- Pereira, M. E. (1988). Effects of age and sex on intra-group spacing behaviour in juvenile savannah baboons, *Papio cynocephalus cynocephalus*. *Animal Behaviour*. 36: 184–204.
- Pereira, M.E., Altmann, J. (1985). Development of social behavior in freelifving nonhuman primates. In: Watts ES, editor. Monographs in primatology, Nonhuman primate models for human growth and development, vol. 6. New York, NY: Alan R. Liss. 217–309.
- Phares, V., Compas, B.E. (1992). The role of fathers in child and adolescent psychopathology: make room for daddy. *Psychol Bull*. 111: 387-412
- Philippi, T., Seger, J. (1989). Hedging one's evolutionary bets, revisited. *TREE* 4:41– 44
- Piovanotti, M.R. y Vieira, M.L. (2004). Presence of the father and parental experience have differentiated effects on pup development in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Behav Processes*. 66: 107-117
- Plimpton, E., & Rosenblum, L. A. (1983). The ecological context of infant maltreatment in primates. In M. Reite & N. G. Caine (Eds.), *Child abuse: The nonhuman primate data*. 103–117. New York: Alan R. Liss, Inc
- Plotsky, P.M. y Meaney, M.J. (1993). Early, postnatal experience alters hypothalamic corticotropin-releasing factor (CRF) mRNA, median eminence CRF content and stress induced release in adult rats. *Mol. Brain Res*. 18:195–200
- Porter, L. M. (2001). Social organization, reproduction and rearing strategies of *Callimico goeldii*: new clues from the wild. *Folia Primatol*. 72: 69-79

- Price, E.C. (1990). Infant carrying as courtship strategy of breeding male cotton-top tamarins. *Anim. Behav.*, 40: 784-786.
- Price E. C., (1991); Contributions to infant care in captive Cotton-top Tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex, and reproductive status. *International journal of primatology*, Vol 13.Nº2
- Prudom, S.L., Broz, C.A., Schultz-Darken, N., Ferris, C.T., Snowdon, C., Ziegler, T.E., (2008). Exposure to infant scent lowers serum testosterone in father common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Biol. Lett. Anim. Behav.* 4: 603-605.
- Pryce, C. R. (1995). Determinants of motherhood in human and non- pituitary–adrenal hormone levels. *Psychoneuroendocrinology* 20(6), human primates: A biosocial model. In C. R. Pryce, R. D. Martin, 591–601. and D. Skuse (Eds.), *Motherhood in Human and Nonhuman Primates*: Zuckerman, M., and Lubin, B. (1965). *Manual for the Multiple Affect Biosocial Determinants*. 1–15. Karger, Basel.
- Pryce, C.R. (1992). A comparative systems model of the regulation of maternal motivation in mammals. *Animal Behaviour* 43:417–441.
- Pryce, C.R., (1996). Socialization, hormones, and the regulation of maternal behavior in non-human simian primates. In: Rosenblatt JS, Snowdon CT, editors. *Advances in the study of behavior*, 25. New York: Academic Press, 423–473.
- Pryce, C.R., Dobeli, M., Martin, R.D. (1993). Effects of sex steroids on maternal motivation in the common marmoset (*Callithrix jacchus*): development and application of an operant system with maternal reinforcement. *J. Comp. Psychol.* 107: 99–115
- Pusey, A. E. (1983). Mother-offspring relationships in chimpanzees after weaning. *Animal Behaviour*. 31: 363-377.
- Ragan, C.M., Loken, E., Stifter, C.A., Cavigelli, S.A. (2012) Within-litter variance in early pupmother interactions and adult offspring responses to novelty. *Dev Psychobiol*, 10.1002/ dev.20581.
- Ransom, T. W., y Rowell, T. E., (1972). Early social development of feral baboons. In: *Primate Socialization* (Ed. by F. E. Poirier). 105-144. New York: Random House.

- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T. y Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*. 82: 291–318
- Reite, M., Kaemingk, K., Boccia, M.L. (1989). Maternal separation in bonnet monkey infants: altered attachment and social support. *Child Dev*. 60: 473–480.
- Repetti, R.L., Taylor, S.E., Seeman, T.E. (2002). Risky families: family social environments and the mental and physical health of offspring. *Psychol. Bull.* 128, 330–366
- Rilling, J.K., Young, L.J., (2014). The biology of mammalian parenting and its effect on offspring social development. *Science* 345: 771–776.
- Roberts, R.L., Jenkins, K.T., Lawler Jr., T., Wegner, F.H. & Newman, J.D. (2001a). Bromocriptine administration lowers serum prolactin and disrupts parental responsiveness in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Horm. Behav.* 39: 106–112.
- Roberts, R.L., Jenkins, K.T., Lawler Jr., T., Wegner, F.H., Norcross, J.L., Bernhards, D.E. & Newman, J.D. (2001b). Prolactin levels are elevated after infant carrying in parentally inexperienced common marmosets. *Physiol. Behav.* 72: 713–720
- Rosenberger, A.L. (1992). Evolution of New World monkeys. En: S. Jones, R. Martin, y D. Pilbeam, (Eds.), *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. 209–216. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rosenblum, L.A. (1971). The ontogeny of mother–infant relations in macaques. In: Moltz H, editor. *The Ontogeny of Vertebrate Behavior*. New York: Academic Press, 315–367.
- Rosenblum, L.A. y Kaufman, I.C. (1968). Variations in infant development an response to maternal loss in monkeys. *Am. J. Orthopsychiatry* 38: 418–426
- Rosenblum, S.A. y Paullly, G.S. (1984). The effects of varying environmental demands on maternal and infant behavior. *Child Dev* 55:305–314.
- Rosenblum, L.A. y Sunderland, G., (1982). Feeding ecology and mother-infant relations. In: L.W. Hoffma, R. Gandelman, and H.R. Schiffman (Editors), *Parenting: Its Causes and Consequences*. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, NJ. 75–110.

- Rothe H., (1974). Further observations on delivery behaviour of common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Z. Saugetier*, 39: 135-142
- Rothe H., (1975). Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Z. Tierpsychol.*, 37: 255-273
- Rothe H., y Darms K.,(1993). The social organization of marmosets a critical evaluation of recent concepts. In: Rylands. A. B. (ed). *Marmosets and Tamarins: Systematics Behaviour and Ecology*. 176-199. Oxford University Press: Oxford, UK.
- Rothe, H., Darms, K., and Koenig, A. (1992). Sex ratio and mortality in a laboratory colony of the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Lab. Anim.* 26: 88-99.
- Rothe H., Darms K., Koenig, A.; Radespiel U., y Juenemann B., (1993). Long- term study of infant-carrying behavior in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*): effect of nonreproductive helpers on the parents' carrying performance. *Int. J. Primatol.*, 14: 79-93.
- Rothe, H., Darms, K., Koenig, A., Radespiel, U., Juenemann, B. (1993). Long-term study of infant-carrying behavior in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*): effect of nonreproductive helpers on the parents' carrying performance. *Int. J. Primatol.* 14: 79–93
- Rouff, J. H., Susmann R.W., Strube M. J., (2005). "Personality Traits in Captive Lion- Tailed Macaques (*Macaca Silenus*)". *Animal behaviour*
- Roush, R.S. & Snowdon, C.T. (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, 107: 415-429.
- Rowell, L.B., Brengelmann, G.L., Blackmon, J.R., Bruce, R.A., Murray, J.A. (1968). Disparities between aortic and peripheral pulse pressures induced by upright exercise and vasomotor changes in man. *Circulation*; 37:954–964.
- Rubin, K.H., Cheah, C.S.L., & Fox, N. (2001). Emotional regulation, parenting and display of social reticence in preschoolers. *Early Education and Development*, 12: 97–115.

- Ruiz-García, M. (2015). Cuidado parental y selección sexual: Causas y Consecuencias en el mundo animal y en los humanos. En: Bases biológicas del Comportamiento animal y humano. Cátedra de Sede Manuel Ancizar. 147-167
- Rylands, A. B. (1984). Exudate-eating and tree-gouging by marmosets (Callitrichidae, Primates). In: Tropical Rain Forest: The Leeds Symposium, Chadwick, A. C.; Sutton, S. L. (eds.), Leeds *Philosophical and Literary Society*, Leeds, 155-168.
- Rylands, A.B. (1986). Ranging behavior and habitat preference of a wild marmoset group. *Journal of zoology*, London(A) 210:489-514.
- Rylands, A.B. (1990). Scent marking behavior of wild marmosets, *Callithrix humeralifer* (Callitrichidae, Primates). In D. W. Macdonald, D. Muller-Schwarze, & S. E. Natynczuk (Eds.), *Chemical signals in vertebrates*. 5: 415-429. Oxford, England: Oxford University Press
- Rylands, A. B. y de Faria, D. S. (1993). Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. In: Rylands, A. B. (ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford University Press, Oxford. 262–272.
- Rylands, A.B., Mittermeier, R.A., Silva Jr., J.S. (2012). Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. *Int. Zoo Yearb*. 4: 11–24
- Rylands, A.B., Scheneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R.A., Groves C.P., Rodríguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of New World Primates. *Neotropical Primates* 8: 61-93
- Saavedra-Rodriguez L., Feig L.A. (2013). Chronic social instability induces anxiety and defective social interactions across generations. *Biol Psychiatry*. 73: 44-53
- Sachser, N., Duerschlag, M., Hirzel, D. (1998). Social relationships and the management of stress. *Psychoneuroendocrinology*, 23: 891-904.
- Sackett, G. P. y Ruppenthal, G. C. (1973). Development of monkeys after varied experiences during infancy. In S. A. Barnett (Ed.), *Ethology and development*. 52–87. Philadelphia: Lippincott.

- Saito, A. (2015). The marmoset as a model for the study of primate parental behavior. *Neurosci. Res.* 93: 99–109.
- Saito, A., Izumi, A., Nakamura, K., (2011). Fathers have higher motivation for parenting than mothers in common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Behaviour.* 148: 1199–1214
- Saltzman, W. (2003). Reproductive competition among female common marmosets (*Callithrix jacchus*): proximate and ultimate causes. In: Jones, C. (ed), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. American Society of Primatologists, Norman, OK. 197-229
- Saltzman, W., Abbott, D.H., (2005). Diminished maternal responsiveness during pregnancy in multiparous female common marmosets. *Horm. Behav.* 47: 151–163.
- Saltzman, W., Liedl, K.J., Salper, O.J., Pick, R.R., Abbott, D.H. (2008). Post-conception reproductive competition in cooperatively breeding common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Hormones and Behavior* 53:274–286
- Sánchez, S. (1997). Costos y beneficios del transporte de las crías en el sistema de crianza cooperativa en el tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus oedipus*) en cautividad. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Sánchez, S., Peláez, F., Fidalgo, A., Morcillo, A. y Caperos, J.M. (2008). Changes in body mass of expectant male cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatol.*, 79, 458-462.
- Sánchez, S., Peláez, F., Gil-Burmann, C. y Kaumanns, W. (1999). Cost of infant carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 48: 109-111.
- Sánchez S., Peláez f., y Gil-Bürmann C., (2002). Why do cotton top tamarin female helpers carry infants?. A preliminary study. *American Journal Primatology*
- Sánchez-Viagra, M.R., Pope, T.R., Salas, V. (1998). Relation of intergroup variation in allogrooming to group social structure and ectoparasite loads in red howlers (*Alouatta seniculus*) *International Journal of Primatology*. 19:473–491.
- Santos, C. V., French, J.A., y Otto, E., (1997). Infant carrying behavior in Callitrichid primates: *Callithrix* and *Leontopithecus* . *Int J, Primatol.* 18: 889-907

- Savage A., Schideler, S.E., Soto, L. H., Causado, J., Giraldo, L. H., Lasley, B. L., and Snowdon, C.T. (1997). Reproductive events of wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *Am. J. Primatol.* 43: 329-337
- Savage, A., Giraldo, L.H., Soto, L.H. y Snowdon, C.T. (1996). Demography, group composition and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. *Am. J. Primatol.*, 38: 85-100
- Scanlon, C. E., Chalmers, N. B. R., Monteiro da Cruz, M. A. O. (1989) *Int. J. Primatol.* 10: 123–136.
- Schaffner, C.M., y Caine, N. G., (2000). The peacefulness of cooperatively breeding primates. In: *Natural Conflict Resolution* (Ed. By F. Aurely y F.B.M. de Waal). 155-169. Berkeley, California: University of California Press.
- Schino G., D'Amato, F. R., y Troisi A. (1995). Mother-infant relationships in Japanese macaques: sources of interindividual variation. *Anim. Behav.* 49: 151-158
- Schino G., Troisi A. (2005). Neonatal abandonment in Japanese macaques. *American Journal of Physical Anthropology* 126:447–452.
- Schneider, H. y Rosenberger, A.L. (1996). Molecules, morphology and platyrrhine systematics. En M.A Norconk, A.L. Rosenberg y P.A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. 3-19. New York: Plenum Press.
- Schradin, C., Reeder, D.M., Mendoza, S.P., Anzenberger, G. (2003). Prolactin and paternal care: comparison of three species of monogamous new world monkeys (*Callicebus cupreus*, *Callithrix jacchus*, and *Callimico goeldii*). *J. Comp. Psychol.* 117:166–75
- Seyfarth, R. M. y Cheney, D. L. (2012). The evolutionary origin of friendship. *Annual Review of Psychology* 63:153–177
- Seyfarth, R.M., Silk, J.B., Cheney, D.L. (2012). Variation in personality and fitness in wild female baboons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:16980–16985.

- Shanahan, L., McHale, S. M., Crouter, A. C., & Osgood, D. W. (2007). Warmth with mothers and fathers from middle childhood to late adolescence: Within- and between-families comparisons. *Developmental Psychology*, 43: 551–563
- Silk, J.B. (1992). The patterning of intervention among male bonnet macaques: reciprocity, revenge, and loyalty. *Curr Anthropol*. 33: 318-325
- Silk, J. B. (2007). Social components of fitness in primate groups. *Science* 317: 1347–1350.
- Silk, J., Alberts, S. C., Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science* 302: 1231–1234
- Silver, R., H. Andrews, and G. F. Ball. 1985. Parental care in an ecological perspective: A quantitative analysis of avian subfamilies. *Am. Zool.* 25:823–840.
- Simpson, M. J. A. (1983). Effect of the sex of an infant on the mother-infant relationship and the mother's subsequent reproduction. In: *Primate Social Relationships* (Ed. by R. A. Hinde), 53-57. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Simpson, M.J.A. y Datta, S.B. (1990). Predicting infant enterprise from early relationships in rhesus macaques. *Behaviour* 116: 42–63.
- Simpson, M. J. A. y Howe, S. (1980). The interpretation of individual differences in rhesus monkey infants. *Behaviour*. 73: 127-155
- Simpson, M.J.A., y Simpson, A.E. (1986). The emergence and maintenance of interdyadic differences in mother–infant relationships of rhesus monkeys: a correlational study. *Int J Primatol*. 7:379–99
- Slipogor, V., Gunhold-de Oliveira, T., Tadić, Z., Massen, J. J., and Bugnyar, T. (2016). Consistent inter-individual differences in common marmosets (*Callithrix jacchus*) in boldness-shyness, stress-activity, and exploration-avoidance. *Am. J. Primatol*. 78: 961–973. doi: 10.1002/ajp.22566
- Smuts. B, Cheney. D, Seyfarth.R, Wrangham R., Struhsake.T (1987) (Eds.), *Primate Societies*, University of Chicago Press, Chicago. 34–43

- Snowdon, C.T. y Suomi, S.J. (1982). Paternal behavior in primates. In: Fitzgerald HE, Mullins JA, Gage P, editors. *Child nurturance: psychobiological perspectives*. New York: Plenum Press. 63–108.
- Snowdon, C.T., (1996). Infant care in cooperatively breeding species. *Advance in the study of behaviour, Vol 25*, 643-687
- Soini, P. (1982). Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatol*, 39: 1-21
- Snowdon, C.T. y Pickhard J.J. (1999). Family feuds: severe aggression among cooperatively breeding cotton-top tamarins. *Int. J. Primatol*. 20: 651-663
- Snowdon, C.T., y Soini, P. (1988). The tamarins, genus *Saguinus*. In Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Coimbra-Filho, A.F., and da Fonseca, G. A . B (eds.) *Ecology and Behaviour of Neotropical Primate*, vol. 2, World Wildlife Fund, Washington DC. 223-298
- Soini P. (1982). Ecology and population dyanmics of the pygmy marmoset , *Cebuella pygmaea*, *Folia Primatol*. 39: 1-21
- Soini, P. (1988). The pigmy marmoset, genus *Cebuella*. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho y G.A.B Fonseca (Eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. 2: 79-129. Washington: World Wildlife Fund.
- Soini P. (1993). The ecology of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*: some comparisons with two sympatric tamarins. In: Rylands, A. B. (ed), *Marmoset and Tamarins: Systematicts Behaviour, and Ecology*. Oxford University Press, Oxford. 257-261
- Sousa, M.B.C., Albuquerque, C.S.R., Albuquerque, F.S., Araujo, A., Yamamoto, M.E., Arruda, M.F. (2005). Behavioral strategies and hormonal profiles of dominant and subordinate common marmosets (*Callithrix jacchus*) females in wild monogamous groups. *American Journal of Primatology*, 67: 37-50.
- Spinka, M., Newberry, R.C., Bekoff, M. (2001). Mammalian play: training for the unexpected. *The Quarterly Review of Biology* 76:141–168.
- Stacey P.B. y Koenig W.D (1990). Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior. *In Cambridge University Cambridge, UK:Cambridge University Press*

- Stanton, M. E.; Levine, S. (1990). Inhibition of infant glucocorticoid stress response: Specific role of maternal cues. *Dev. Psychobiol.* 23:411–426.
- Stevenson M. F., Rylands, A. B. (1988). The marmosets, genus *Callithrix*. In: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2*. Mittermeier, R. A.; Rylands A. B.; Coimbra-Filho A.F.; Da Fonseca G. A. B. (eds), *World Wildlife Fund, Washington DC*, pp. 131-222.
- Stevenson, M. F. (1976). Birth and perinatal behaviour in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Journal of Human Evolution.* 5: 365-381.
- Stevenson, M. F. (1977). The common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) as a model for ethological research. *Lab. Anim. Sci.* 27:895-900.
- Stevenson, M. F. y T. B. Poole. (1976). An ethogram of the common marmoset (*Calithrix jacchus jacchus*): general behavioural repertoire. *Anim. Behav.* 24:428-451
- Stevenson, M. F. y Rylands, A.B. (1988). The marmosets, genus *Callithrix*, p. 131-222. In R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho and G. A. B. da Fonseca (ed.), *Ecology and behavior of neotropical primates, vol. 2*. World Wildlife Fund, Washington, D.C.
- Stocker C., Dunn J., Plomin R. (1989). Sibling relationships: links with child temperament, maternal behavior, and family structure. *Child Dev.* 60:715–27
- Struhsaker, T. T. (1971). Social behavior of mother and McArthur, L. Z., y Apatow, K. (1983-1984). Impressions infant vervet monkeys. *Animal Behavior*, 19: 233-250.
- Suomi, S. J. (1983). Models of depression in primates. *Psychol. Med.* 13: 465-469.
- Suomi, S. J. (1987). Genetic and maternal contributions to individual differences in rhesus monkey biobehavioral development. In N. A. Krasnagor, E. M. Blass, M. A. Hofer, & W. P. Smotherman (Eds.), *Perinatal development: A psychobiological perspective*. 397–420. New York: Academic Press.
- Suomi, S.J. (1991). Early stress and adult emotional reactivity in rhesus monkeys. *Ciba Found Symp* 156:171–183.

- Suomi, S.J. (1995). Influence of attachment theory on ethological studies of biobehavioral development in nonhuman primates. In *Attachment Theory: Social, Developmental, and Clinical Perspectives*, ed. S Goldberg, R Muir, J Kerr, pp. 185–201. Hillsdale, NJ: Analytic Press
- Suomi, S. (1997). Early determinants of behaviour: evidence from primate studies. *British Medical Bulletin*, 53: 170- 184
- Suomi, S., y Harlow, H. (1975). The role and reason of peer relationships in rhesus monkeys. In M. Lewis & L. Rosenblum (Eds.), *Friendship and peer relations*. New York: Wiley
- Suomi, S.J. y Ripp C. A. (1983). History of motherless mothering at the University of Wisconsin Primate Laboratory. In: Reite M, Caine N, editors. Child abuse: The non-human primate data, New York: Alan R. Liss. 49–78.
- Susser, E., Hoek, H.W., Brown, A.(1998). Neurodevelopmental disorders after prenatal famine: the story of the Dutch Famine Study. *Am J Epidemiol*. 147: 213–216.
- Sussman, R.W.; Garber P.A., (1987). A new interpretation of the social organization and mating system of the callitrichinae. *Int J. Primatol* 8: 73-92
- Sussman, A.F., Ha J.C., Bentson, K.L., Crockett, C.M. (2013). Temperament in rhesus, long-tailed, and pigtailed macaques varies by species and sex. *American Journal of Primatology* 75:303–313.
- Sussman, R.W.; Kinzey, W.G., (1984). The ecological role of the Callitrichidae: a review. *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 64: 419-449
- Tanaka, I. (1989). Variability in the development of mother-infant relationships among free-ranging Japanese macaques. *Primates.*, 30: 477-491
- Tardif, S.D., (1994). Relative energetic cost of infant care in a small-bodied neotropical primates and its relation to infant-care patterns. *Am J. Primatol* 34: 133-143
- Tardif S.D., (1997). The bioenergetics of parental behavior and the evolution of alloparental care in marmosets. In: Solomon, N. G., and French, J. A. (eds.) *Cooperative breeding in Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge. 11-33

- Tardif, S.D., Carson, R.L., Gangaware, B.L. (1986). Comparison of Infant Care in Family Groups of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*) and the Cotton-top Tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*. 11: 103-110
- Tardif, S.D., Carson, R.L., Gangaware, B.L. (1990). Infant care behavior of mothers and fathers in a communal care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) *Am. J. Primatol.* 22: 73-85
- Tardif, S.D., Carson, R.L., Gangaware, B.L. (1992). Infant-care behavior of Non-Reproductive helpers in a communal-care Primate, the Cotton-top Tamarin. (*Saguinus oedipus*). *Ethology*, 92: 155-167
- Tardif, S.D., Harrison, M.L., Simek, M.A. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology, and social organization. In Rylands, A.B. (ed). *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford University Press Oxford., pp. 220-234.
- Tardif, S.D., Power, M., Oftedal, O.T., Power, R.A. y Layne, D.G. (2001). Lactation, maternal behavior and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): effects of maternal size and litter size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51: 17–25
- Tardif S.D., Santos C. V., Baker A.J., van Elsacker L., Ruiz-Miranda C.R., Moura A.C.A., Passos F.C., Price E.C., Rapaport L.G., and De Vleeschouwer K., (2002). Infant care in lion tamarins. In: Kleiman D.G., and Rylands A.B. (eds.) *Lion Tamarins: Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington DC. 213-232.
- Tardif S.D., Smucny DA, Abott, DH, Mansfield K., Schultz-Darken N., Yamamoto E., (2003). Reproduction in Captive Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Association for Animal Science*. 53: 364-368
- Taub, D.M. (1980). Testing the “agonistic buffering” hypothesis. I. The dynamics of participation in the triadic interaction. *Behav Ecol Sociobiol* 6:187-197.
- Terborgh J., (1983). *Five New World Primates: Study in Comparative Ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Terborgh J. y Goldizen, A.W. (1985). On the mating system of cooperatively breeding saddle backed tamarin *Saguinus fuscicollis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 293-299

- Thornhili, R., and Gwynne, D. T. (1986). The evolution of sexual differences in insects. *Am. Sci.* 74: 382-389.
- Trivers R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.) *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. 136-179. Chicago, Aldine
- Trivers, R. L (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14: 249-264.
- Troisi A., Schino G., D' Antoni M., Pandolfi N., Aureli F., y D' Amato F.R., (1991). Scratching as a behavioral index of anxiety in macaques mothers. *Behav. Neural Biol.* 56: 307-313
- Uchino, B. N., Cacioppo, J. T. & Kiecolt-Glaser, J. K. (1996). The relationship between social support and physiological processes: a review with emphasis on underlying mechanisms and implications health. *Psychological Bulletin*, 119: 488-531.
- Uher, J., Werner, C.S., Gosselt, K. (2013). From observations of individual behaviour to social representations of personality: developmental pathways, attribution biases, and limitations of questionnaire methods. *Journal of Research in Personality* 47:647–667.
- Van Roosmalen M. G .M., y Van Roosmalen T. (2003). The description of a new marmoset genus, *Callibella* (*Callitrichinae*, *Primates*), including its molecular phylogentic status, *Neotrop. Primates* 11:1-10
- van Schaik, C.P., Paul, A. (1996). Male care in primates: does it ever reflect paternity? *Evol. Anthropol.* 5: 152–156.
- Verner, J., Willson, M. F. 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology* 47:143-147
- Vieira M.L. y Brown R.E. (2003). Effects of the presence of the father on pup development in California mice (*Peromyscus californicus*) *Dev Psychobiol*; 42: 246-251
- Voochteloo J.D., Timmermans P.J.A., Duijghuisen J. A. H. y Vossen J.M.H., (1993). Effects of reducing the mother's radius of action on the development of mother-infant relationships in longtailed macaques. *Animal Behavior*, 45: 603-612

- Wang Z., Young L.J., De Vries G.J., Insel T.R. (1998). Voles and vasopressin: a review of molecular, cellular, and behavioral studies of pair bonding and paternal behaviors. *Prog Brain Res.* 119: 483-499
- Washabaugh, K.F., Ziegler, T.E., Snowdon, C.T., (2002). Variations in care for cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Anim. Behav.* 63: 1163 – 1174
- Weinstein T.A.R. y Capitanio J.P., (2008). Individual differences in infant temperament predict social relationships of yearling rhesus, *Macaca mulatta*. *Animal behaviour.* 1-11
- Whitten, P.L. (1987). Infants and adult males. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago (IL): University of Chicago Press. 343–357
- Widowski T.M., Ziegler T.E., Elowson A.M, Snowdon C.T., (1990). *The role of males in the stimulation of reproductive function in female cotton-top tamarins, Saguinus oedipus.* *Animal behaviour* 40. 731-741
- Wilson, K.R. y Prior, M.R. (2011). Father involvement and child well-being. *J Paediatr Child Health.* 47: 405-407
- Worlein, J. M., Eaton, G. G., Johnson, D. F., and Glick, B. B. (1988). Mating season effects on mother–infant conflict in Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *Anim. Behav.* 36: 1472– 1481
- Ximenes, M.F.F.M., Sousa, M.B.C. (1996). Family composition and the characteristics of parental care during the nursing phase of captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates* 37: 175–183.
- Yamamoto M. E., (1993). From the dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of Callitrichidae. 253-256. In Rylands(eds.). *Marmosets and Tamarins. Systematics. Behavior, and Ecology.* Oxford Univ. Press

- Yamamoto M. E., Albuquerque F. S., Lopes N.A y Ferreira E. S. (2008). Differential infant carrying in captive and wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Acta Ethol*, 11(2): 95-99
- Yamamoto M. E., y Box, H. O. (1997). The role of non-reproductive helpers in infant carrying in captive *Callithrix jacchus*. *Ethology*. 103: 760-771
- Yamamoto M. E., H Box, F Albuquerque, M Arruda (1996). Carrying behaviour in captive and wild marmosets (*Callithrix jacchus*): A comparison between two colonies and a field site. *In Primates* Vol. 37, Issue: 3: 297-304
- Yerkes, R. M. y Tomilin, M. I. 1935. Mother e infant relations in chimpanzees. *Journal of Comparative Psychology*, 20: 321-348.
- Zahed, S.R., Prudom, S.L., Snowdon, C.T., Ziegler, T.E. (2008). Male parenting and response to infant stimuli in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.* 70: 84–92.
- Ziegler, T.E. (2000). Hormones associated with non-maternal infant care: a review of mammalian and avian studies. *Folia Primatol (Basel)*. 71: 6-21
- Ziegler, T.E, Peterson, L.J., Sosa, M.E., Barnard, A.M. (2010). Differential endocrine responses to infant odors in common marmoset (*Callithrix jacchus*) fathers. *Hormones and Behavior*. YHBEH-03130. 6: 4C
- Ziegler, T.E., Prudom, S.L., Schultz-Darken, N.J., Kurian, A.V. y Snowdon, C.T. (2006). Pregnancy weight gain: marmoset and tamarín dads show it too. *Bio. Lett.* 22, 2(2), 181-183.
- Ziegler, T.E., Prudom, S.L., Zahed, S.R., Parlow, A.F., Wegner, F. (2009). Prolactin's mediative role in male parenting in parentally experienced marmosets (*Callithrix jacchus*). *Horm. Behav.* 56: 436–443.
- Ziegler, T.E., Savage, A., Scheffler, G., and Snowdon, C. T. (1987). The endocrinology of puberty and reproductive functioning in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) under varying social condicions. *Biol. Reprod.* 37: 618-627.

Ziegler, T.E y Sousa, M.B.C. (2002); Parent-daughter relationships and social control son fertility in female common marmosets, *Callitrix jacchus*. *Hormones and Behaviour* 42: 356-357

Ziegler, T.E, Widowski, T. W., Larson, M. L., and Snowdon, C. T. (1990). Nursing does affect the duration of the post-partum to ovulation interval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*).